



FACULTAD DE CIENCIAS DEL MAR Y AMBIENTALES

Departamento de Biología

Doble Grado en Ciencias Ambientales y Ciencias del Mar



**APLICACIÓN DE LA TEORÍA METÁBOLICA BASADA EN ESPECTROS
DE TAMAÑO EN TRES HÁBITATS PELÁGICOS DIFERENCIADOS EN
EL MAR DE ALBORÁN**

Autora: Olga Pérez Malagón

Tutores: Carlos M. García e Iria Sala (Área Ecología, UCA)

Trabajo de Fin de Grado

Septiembre 2018

Este trabajo se ha realizado en el contexto del Proyecto MEGAN Ref. CTM2013-49048-C2, financiado por el Ministerio de Economía y Competitividad del gobierno de España (MINECO).

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quiero agradecer a mis tutores, Carlos e Iria, porque sin ellos esto no hubiese sido posible. Gracias Carlos por darme la oportunidad, hace ya un par de años, de ser tu alumna colaboradora y de contar conmigo para la que fue mi primera campaña oceanográfica. Iria, gracias por estar siempre presente a pesar de los kilómetros, por tener tanta paciencia conmigo y por esas palabras de ánimo que me ayudaban a seguir.

A todos los participantes del proyecto MEGAN, a la tripulación del Sarmiento de Gamboa. Gracias Cristina por compartir tus conocimientos de citometría conmigo y a Eli por enseñarme más sobre el mundo de las redes y hacerme las mañanas más amenas. A Reyes, por su trabajo con las muestras y su alegría contagiosa. A Marina por acogerme y ser como es. Ha sido un placer trabajar con vosotros.

A mi familia por el apoyo que me brinda, a mi madre por estar siempre a mi lado y a mi hermana Mónica por creer en mí. Vane, gracias por escucharme.

A ellos, los de siempre, por quererme como lo hacéis.

A todos los que me acompañaron en mi aventura por tierras gaditanas, por hacerme crecer y creer en mí. Me llevo una familia.

A ti, Alfredo.

ÍNDICE

Resumen	5
Abstract	6
1. INTRODUCCIÓN	7
2. MATERIAL Y MÉTODOS	11
2.1. Toma de muestras.....	11
2.2. Variables analizadas en las muestras de agua	12
2.3. FlowCAM como método de obtención de volumen	14
2.4. Construcción de espectros de tamaño	15
2.4.1. Elección del volumen	15
2.4.2. Espectros de tamaño	17
3. RESULTADOS	21
3.1 Variables fisicoquímicas	21
3.2. Composición taxonómica de las comunidades	22
3.3. Espectros de tamaño.....	23
3.4.1. Tasas metabólicas para un escenario hipotético de aumento de temperatura.....	26
4. DISCUSIÓN	28
5. CONCLUSIONES	35
BIBLIOGRAFÍA	36
Anexo	47

RESUMEN

Se han analizado las comunidades planctónicas de tres hábitats diferenciados del mar de Alborán: la corriente atlántica de entrada (Jet), el centro del giro anticiclónico (Giro) y la zona costera de Estepona (Costa). La comunidad se ha analizado usando distintas técnicas: citometría (pico y nanoplancton), FlowCAM (microplancton) y análisis de imagen sobre fotografía macro (mesoplancton). A partir de las muestras se han caracterizado la taxonomía y la estructura de tamaños de la comunidad construyendo espectros de tamaño. Mediante la aplicación de la Teoría Metabólica (TME) se han obtenido las tasas de producción y respiración de la comunidad planctónica para cada estación. Aunque se han estudiado 3 ambientes diferenciados, la pendiente calculada de los espectros no varía mucho, siendo en el Jet de -1.05, en el Giro de -1.07 y en Costa de -1.05. Por otro lado, la TME identifica la estación Jet como una comunidad autótrofa, donde la producción neta es superior a la respiración de la comunidad ($PB/R = 2.54$), mientras que el Giro y la Costa son comunidades heterótrofas (0.23 y 0.04, respectivamente). Como ejercicio de repercusiones sobre el medio ambiente del cambio climático, se han recalculado las tasas metabólicas para un hipotético escenario donde existiese un aumento esperable de temperatura en el mar. Dicho aumento hipotético en la temperatura implicaría un aumento relativo en las tasas de respiración del 50%, hecho que se discute a la luz de otros trabajos.

Palabras clave

Mar de Alborán, espectro de tamaño, teoría metabólica, FlowCAM, cambio climático

ABSTRACT

Planktonic communities have been analysed in 3 defined habitats in Alborán sea: the inflow Atlantic current (Jet), the anticyclonic gyre's centre (Gyre) and the coastal area of Estepona (Coast). The community has been analysed with different techniques: cytometry (pico and nanoplankton), FlowCAM (microplankton) and image analysis with macro photography (mesoplankton). For all samples, a taxonomic estimation of the communities was performed and the size structure has been characterised constructing the correspondent size-spectra. Through the Metabolic Theory of Ecology (MTE) production and respiration rates have been calculated for each station. Even though 3 different environments have been studied, the calculated spectra slopes do not vary much. A slope of -1.05 was obtained at the Jet station, -1.07 at the Gyre and -1.05 at the Coast. On the other hand, the MTE define the Jet station as an autotrophic community, where the net production is superior to the community respiration ($PB/R = 2.54$), while Gyre and Coast stations are heterotrophic communities (0.23 and 0.04, respectively). As a climate change repercussion exercise, production and respiration rates have been recalculated for a hypothetical scenario where there is an increase of sea temperature. The hypothetical temperature increase would imply a relative increase of 50% in the respiration rates, fact that is discussed with other works.

Keywords:

Alborán Sea, size spectrum, metabolic theory, FlowCAM, climate change

1. INTRODUCCIÓN

El Mar de Alborán es la cuenca más occidental del mar Mediterráneo, confinado entre el sur de Europa y el norte de África, y está conectado al océano Atlántico a través del Estrecho de Gibraltar. Debido a que la tasa de evaporación en el mar Mediterráneo excede a la de precipitación y a los aportes fluviales, existe un déficit hídrico que es compensado por una circulación estuarina bicapa a través del Estrecho (Fig. 1; Soto-Navarro et al., 2010). Las aguas atlánticas, menos densas y pobres en nutrientes, entran al Mediterráneo superficialmente. Mientras que la salida de agua mediterránea, rica en nutrientes, tiene lugar en profundidad debido a su mayor densidad (García-Lafuente et al., 1994). Como resultado de este intercambio, se produce un déficit de nutrientes que marca el régimen general oligotrófico del mar Mediterráneo (Gómez et al., 2000). El agua atlántica de entrada se ve acelerada por la reducción de la sección de la cuenca en el estrecho, formando el “jet” o corriente de chorro (Gómez-Jakobsen, 2016). Esta corriente sigue la geometría del talud continental hasta Punta Calaburras (Cano & García-Lafuente, 1991). A partir de ahí se desvía hacia el sureste dando lugar a un giro anticiclónico quasi-permanente en Alborán occidental (Sarhan et al., 2000), y otro más oriental, menos potente y ocasional (Cano, 1977; Tintoré et al., 1991). En la parte noroccidental de la cuenca, se produce un fuerte gradiente de densidad del jet con las aguas mediterráneas al norte de éste, debido a las diferentes características termohalinas (García-Lafuente & Cano Lucayat, 1994; Reul et al., 2005). Este intenso frente está relacionado con fenómenos de afloramiento que tiene lugar por varios mecanismos. El más destacable es debido a los vientos de poniente que transportan las masas de agua superficiales lejos de costa donde se hunden al encontrarse con las aguas menos densas del jet atlántico provocando el afloramiento de agua mediterránea profunda (Gil, 1985; Rubín et al., 2006; Sarhan et al., 2000). La corriente de agua atlántica es el motor principal de toda la dinámica del área, sin embargo, la influencia directa solo afecta al talud, ya que en la plataforma las corrientes locales están regidas por el viento y por pequeños giros ciclónicos costeros que favorecen el ascenso de aguas de carácter subsuperficial (Bruno et al., 2013; Cano & García-Lafuente, 1991). Por tanto, el jet atlántico forma una frontera (frente atlántico) entre una zona muy productiva en la costa noroccidental y el sistema oligotrófico del giro anticiclónico occidental (Arin et al., 2002; Oguz et al., 2016; Sotillo et al., 2016) que en sí mismo tiene características propias y diferenciadas.

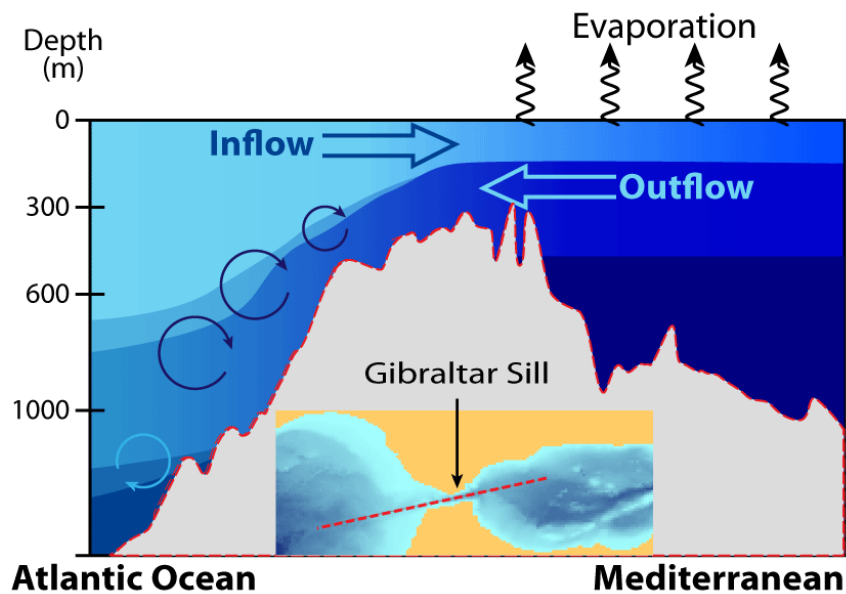


Figura 1. Perfil del Estrecho de Gibraltar donde se produce el intercambio de masas de agua entre el mar Mediterráneo y el océano Atlántico. Fuente: <http://www.euroargo-edu.org/>

Estas marcadas diferencias en las características hidrodinámicas afectan a las condiciones de disponibilidad de nutrientes, y como consecuencia al estado trófico de las diferentes áreas (Echevarría et al., 2009), dando lugar a la existencia de distintos hábitats dentro de la cuenca que determinan los cambios en la distribución y composición de las comunidades planctónicas, tanto de fitoplancton (Huete Ortega, 2011), como de zooplancton (Hafferssas & Seridji, 2010). El estudio de la estructura de tamaños de la comunidad planctónica es importante ya que permite analizar la dinámica de la cadena trófica, tanto las variaciones de la abundancia y biomasa, como el camino que tomará la energía a lo largo de ella (Arin et al., 2002; Edwards et al., 2017; Huete Ortega, 2011). Durante años se han sucedido numerosos estudios sobre indicadores basados en la estructura del tamaño (Bogdan & Gilbert, 1984; Maraón, 2009; Peters, 1983; Stemberger & Gilbert, 1985; White et al., 2007). Existen diferentes tipos de espectros: el espectro de biomasa (Sheldon et al., 1972), el de abundancia (Rice & Gislason, 1996) o el de diversidad (Reuman et al., 2014). White *et al.* (2007) describen el espectro de tamaño como la relación entre el número de individuos en una clase de tamaño y el tamaño promedio de esa clase de tamaño. Generalmente, los espectros siguen una relación lineal cuando los ejes son normalizados y en escala logarítmica (Sheldon et al., 1972). La pendiente del espectro de biomasa da información sobre la eficiencia de la transferencia de biomasa desde los organismos más pequeños hasta los de mayor tamaño. Así, los ecosistemas

poco productivos generalmente muestran espectros lineales, relacionados con una mayor estabilidad (Quiñones et al., 2003; Rodríguez & Mullin, 1986) mientras que los ecosistemas más productivos pueden presentar irregularidades en el espectro debidas al mayor hidrodinamismo y menor estabilidad al que están sujetos (García et al., 1995; Reul et al., 2006; Sprules & Munawar, 1986).

La Teoría Metabólica (TME o MTE, *Metabolic Theory of Ecology*) considera el metabolismo como la fuerza motriz del flujo de energía y materia a través de los distintos niveles de organización biológica (de moléculas y células hasta ecosistemas). Por ello, la TME estima que el metabolismo de los organismos determina el modo en que estos se relacionan con el medio ambiente, rigiendo por tanto su ritmo vital (Pardo, 2014). Así, la TME establece que las tasas metabólicas del organismo dependen del tamaño del mismo, es decir, se basa en relaciones alométricas en las que la tasa metabólica responde a las $3/4$ partes del tamaño corporal. Pero además, en organismos poiquiloterms, como el plancton, la temperatura controla las tasas de respiración (Brown et al., 2004; Clarke, 2006). Posteriormente, López-Urrutia *et al.* (2006) añaden un factor que considera la disponibilidad de la fracción de radiación fotosintéticamente activa (PAR) de luz solar en el caso de organismos autótrofos, relacionado con la producción fotosintética. La teoría metabólica es de utilidad para estimar las tasas metabólicas globales aproximadas de diferentes comunidades y derivar otros atributos, como, por ejemplo, el carácter de las mismas como globalmente heterótrofo o autótrofo. En regiones o momentos poco productivos, la tasa de respiración (R) es mayor que la de producción (P), es decir, la comunidad es globalmente heterótrofa ($R > P$). En cambio, la comunidad será autótrofa en sistemas productivos donde las tasas de producción son mayores que las de respiración ($P > R$) (Duarte & Agusti, 1998).

De esta forma, los ecosistemas marinos actúan como fuente o sumidero de CO_2 dependiendo de su productividad: los heterótrofos actúan como fuente, liberando CO_2 , y los autótrofos como sumidero, secuestrando de CO_2 atmosférico (Smith & Hollibaugh, 1993). El CO_2 es el gas de efecto invernadero que más influye en el calentamiento global (IPCC, 2007, 2013), por lo tanto los ecosistemas marinos juegan un papel importante en calentamiento global, pudiendo modular el efecto del mismo (McLeod et al., 2011; Yamasaki, 2003). El cambio climático ha venido siendo el gran reto ambiental al que se ha enfrentado la sociedad a finales del siglo XX y en este siglo XXI (IPCC, 2007, 2013; Siegenthaler & Sarmiento, 1993). El mar de Alborán, al igual que otras zonas, es vulnerable a este cambio, especialmente al aumento de la temperatura de la superficie del mar (Shaltout & Omstedt, 2014). Según Adloff

et al. (2015) y Powley et al. (2016) se espera una subida de temperatura y una disminución de las precipitaciones en la cuenca debido al calentamiento global causado por las emisiones de gases de efecto invernadero.

Para este estudio se han considerado 3 regiones de interés en función de sus características hidrodinámicas: la corriente de entrada de agua atlántica (Jet), el centro del giro anticiclónico (Giro) y la zona costera de Estepona (Costa) (Fig. 2). Hay numerosos estudios de oceanografía biológica en el mar de Alborán (Echevarría et al., 2002; García et al., 1994; Prieto et al., 1999) sin embargo, ninguno en el que se apliquen los espectros de tamaño o la teoría metabólica en distintos ecosistemas. El objetivo general de este trabajo es determinar las diferencias entre los tres hábitats, a partir del cual se plantean los siguientes objetivos específicos:

- Caracterizar y describir los 3 hábitats pelágicos de Alborán seleccionados (Jet, Giro y Costa) en función de las variables del medio en el momento del muestreo.
- Analizar las muestras relativas a las diferentes fracciones de tamaño del plancton (pico-a mesoplancton) para determinar su composición taxonómica así como su abundancia y biovolumen individual.
- Construir los diferentes espectros de tamaño de la comunidad y comparar los parámetros inherentes, especialmente la pendiente del mismo, así como la linealidad o irregularidad del espectro.
- Estimar las tasas de producción autótrofa y de respiración de la comunidad empleando la teoría metabólica, y comparar dichas estimaciones y sus balances en el contexto de las estaciones mencionadas y sus características.
- Calcular los cambios en las tasas metabólicas y los balances ante un escenario hipotético de cambio climático donde la temperatura del mar fuese mayor que en la actualidad.

2. MATERIAL Y MÉTODOS

2.1. Toma de muestras

Este trabajo se enmarca dentro del proyecto del Plan Nacional “Procesos de mesoscala y submesoscala en el Estrecho de Gibraltar: la conexión Trafalgar-Alborán” (MEGAN, CTM2013-49048-C2), proyecto coordinado entre los departamentos de Biología y Física Aplicada de la Universidad de Cádiz. Durante la campaña oceanográfica de dicho proyecto, a bordo del B/O Sarmiento de Gamboa, las muestras en las estaciones anteriormente indicadas (Jet, Giro y Costa) fueron tomadas en los días 7, 8 y 9 de Octubre de 2015.

En cada una de las estaciones se realizaron perfiles verticales de temperatura, salinidad, fluorescencia, PAR y turbidez mediante una sonda CTD. Con una roseta acoplada a esta sonda se tomaron muestras de agua a distintas profundidades con botellas Niskin de 24 L para analizar diferentes variables tratadas *a posteriori* en el laboratorio. La concentración de los nutrientes inorgánicos se obtuvo utilizando un autoanalizador (Technicon AA-II-TRACS 800) siguiendo las técnicas de Strickland y Parsons (1972). Las muestras tomadas para el análisis de las fracciones de pico- a microplancton se tomaron a 5 m de profundidad y en el máximo profundo de clorofila (DCM, *Deep Chlorophyll Maximum*). Sin embargo, en este trabajo sólo fueron analizadas las muestras del DCM recogidas en el momento más cercano al mediodía en cada una de las estaciones.

Para el muestreo de la fracción del mesoplancton se realizaron pescas con la red Bongo mediante arrastres oblicuos a velocidad constante (2 nudos) de tal manera que se mantuviese el ángulo del cable (45°) durante el arrastre oblicuo de la red. La pesca se produjo desde superficie hasta los 70 m de profundidad en el Jet, hasta los 106 m en el Giro, y hasta los 45 m en la Costa. La red disponía de un colector con malla de 200 µm (fracción >200 µm). Las muestras fueron vertidas en bandejas para separar aquellos organismos mayores tales como medusas o ctenóforos. Posteriormente, las muestras se concentraron en 450 mL y se fijaron con 50 mL de formol.

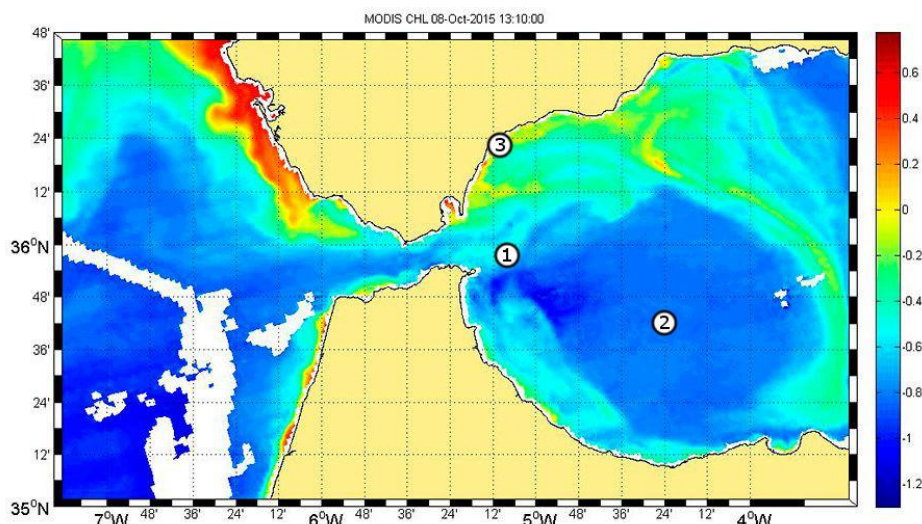


Figura 2. Distribución de la concentración de clorofila-*a* ($\text{mg} \cdot \text{m}^3$) obtenida mediante el satélite MODIS para el día 8 de Octubre de 2015 (fecha de muestreo en la estación de Costa) y localización geográfica de las estaciones en la zona de estudio: 1 Corriente atlántica (Jet); 2 Giro anticiclónico (Giro); 3 Costa de Estepona (Costa).

2.2. Variables analizadas en las muestras de agua

Citometría

Las muestras de citometría (fracción $<9 \mu\text{m}$) se analizaron in situ durante la campaña con el citómetro Becton-Dickinson FACScalibur, el cual proporcionó datos sobre la cantidad de organismos y volumen final analizado. La determinación de poblaciones fue realizada mediante señales de fluorescencia (FL3) y tamaño (FSC), así como señales positivas para ficoeritrina (FL2). En cada muestra se identificaron bacterias heterótrofas, cianobacterias *Synechococcus spp.* y *Prochlorococcus spp.*, picoplancton pequeño y nanoplancton grande. Para este análisis fueron necesarios 3.4 mL de agua. Adicionalmente, se tomó una segunda réplica para conservar que se congelaba a -80°C tras añadir 0.4 mL de una disolución de formol al 1% de glutaraldehído al 0.5%.

Para la obtención del espectro de tamaño además de conocer la cantidad de organismos presentes en las muestras, es necesario conocer un valor de biovolumen promedio para cada una de las poblaciones identificadas. Para ello se analizaron las señales FSC producidas por esferas de tamaño conocido y se construyó una recta de calibrado. Así conociendo las señales FSC producidas por los organismos presentes en las muestras se pudieron estimar sus tamaños.

Microplankton

Para el análisis del microplankton se recogieron dos muestras diferentes en función de la fracción de tamaño a analizar (i.e. 9-100 μm y 100-250 μm). Para la fracción 9-100 μm se tomaron 5 L de agua que se concentraron a través de una malla de 10 μm . Posteriormente, para eliminar los organismos mayores de 100 μm , la muestra se filtró nuevamente a través de una malla de 100 μm , llegando a un volumen final de 100 mL depositado en un bote pyrex. Esta fracción fue analizada durante la campaña con el analizador de plancton FlowCAM (Flow Cytometer and Microscope). El analizador FlowCAM es un instrumento que combina elementos de la citometría de flujo, microscopía y análisis de imagen (Sieracki et al., 1998). Cuenta y fotografía las partículas contenidas en un fluido. El fluido es impulsado por una bomba peristáltica, que pasa a través de una celda por delante de una lente conectada a una cámara digital (Álvarez, 2014). Tras el análisis se obtuvieron *collages* de imágenes y una tabla de datos exportable a hojas de cálculo (Excel) con una serie de parámetros característicos para cada partícula fotografiada (e.j. diámetro, longitud, volumen).

Para la fracción entre 100 y 250 μm se tomaron 10 L de agua que fueron concentrados a un volumen final de 100 mL a través de una malla de 10 μm . Las muestras se guardaron en botes topacio etiquetados donde se fijaron con 12 mL de formol + HTMA (hexametilentetramina). Estas muestras se analizaron posteriormente en el laboratorio, siguiendo la misma metodología de la fracción 9-100 μm . En este caso, previo al análisis las muestras se filtraron por una malla de 250 μm para evitar atoramientos en la cámara de flujo de 300 μm .

Una vez analizadas todas las muestras con FlowCAM, el procesado de los datos obtenidos fue el mismo para ambas fracciones. El primer paso fue individualizar las imágenes de los *collages*. Posteriormente, cada una de las imágenes fue clasificada manualmente en diferentes grupos taxonómicos. Debido a la complejidad en la identificación de las partículas más pequeñas, la fracción de 9-100 μm fue dividida en dos fracciones: de 9-20 y de 20-100 μm (Anexo, Tabla I). Para la fracción de 9-20 μm se clasificaron 3636 imágenes totales en 12 categorías, de las cuales solo 4 son de organismos vivos. En cambio, para las fracciones de 20-100 μm y 100-250 μm se clasificaron 3006 y 18846 imágenes totales, respetivamente, en 33 categorías, de las cuales 25 son de organismos vivos (Tabla 1). Las categorías que no corresponden a organismos vivos son partículas inertes, como *fecal pellets*, o artefactos, como burbujas.

Tabla 1. Número de imágenes totales clasificadas para cada fracción en cada estación.

Fracción	Jet	Giro	Costa	TOTAL
9-20 μm	1446	827	1363	3636
20-100 μm	1144	816	1046	3006
100-250 μm	7465	5219	6162	18846
TOTAL	10055	6862	8571	25488

Mesoplancton

Las muestras de zooplancton fueron analizadas en el laboratorio. Previamente fueron pretratadas: se filtraron por un tamiz de 200 μm , desechando la fracción menor, y se añadió formol con rosa de bengala para teñir solo la materia orgánica. La proporción de la tinción es de $1\text{g}\cdot 1\text{L}^{-1}$. A continuación, las muestras se vierten en un tamiz de 1 cm y se separan los organismos más grandes con las pinzas. Se realiza un submuestreo con el método Motoda (1953) o, en el caso de no ser necesario, la muestra se vierte en un matraz aforado y se enrasa con agua de mar “sea water flush” (SWF). Se toman alícuotas de 10 mL y se vierten en placas de metacrilato. Si es necesario se echa agua jabonosa para romper la tensión superficial y homogeneizar la muestra. Finalmente, se toman 15 fotos de 10 mL cada una con una cámara fotográfica.

Posteriormente, se realizó una clasificación taxonómica manual y se tomaron medidas de los ejes mayor y menor de cada individuo (en mm) usando el software FiJi (<https://fiji.sc/>). Suponiendo una forma de elipsoide regular para todos los organismos se calcularon los biovolúmenes a partir de las medidas de los ejes para cada uno de los organismos.

2.3. FlowCAM como método de obtención de biovolumen del plancton

La construcción de un espectro de tamaño requiere datos de biomasa o, en este caso, biovolumen. Numerosos estudios han utilizado FlowCAM para estimar la estructura de tamaños de una comunidad (e.j. Sieracki et al., 1998; Sterling et al., 2004; Tauxe et al., 2006) pero es en Álvarez et al. (2013) donde se presenta una comparación entre FlowCAM y el

microscopio óptico. En dicho estudio, la estructura y la abundancia de las muestras planctónicas mostraron diferencias mínimas entre los métodos utilizados. Las principales causas de estas diferencias fueron dadas por errores en la clasificación automática y por los efectos de la conservación de la muestra. Sin embargo, la variación estacional de abundancia y biomasa obtenidos comparando ambas metodologías era similar, lo que indica que la técnica llevada a cabo con FlowCAM es adecuada para el estudio de estas variables (Álvarez et al., 2011).

2.4. Construcción de espectros de tamaño

2.4.1. Selección del método más adecuado para el cálculo del biovolumen

Para el cálculo del biovolumen de la fracción 9-250 μm se asignaron formas geométricas simplificadas a cada una de las categorías (e.j. *Prorocentrum spp.* con elipsoide regular, *Guinardia striata* y *Skeletonema spp.* con forma cilíndrica) y, por tanto, una ecuación de volumen a partir de la cual se calcula el biovolumen (Anexo, Tabla II). Estas formas geométricas son una simplificación de la realidad y se asignaron de acuerdo con la bibliografía consultada sobre identificación y morfología de taxones (Tomas, 1996, 1997). Dos de las variables asociadas a las partículas que proporciona FlowCAM son su ancho y su longitud, parámetros que fueron utilizados para el cálculo del biovolumen. Además del biovolumen calculado de este modo, el analizador FlowCAM proporciona directamente unas variables de volumen: volumen ABD y volumen ESD. El volumen ABD está basado en una esfera con el mismo número de píxeles que la partícula detectada, y el volumen ESD está basado en la medida de 36 Ferets al azar de donde se toma el máximo como longitud y el mínimo como ancho.

Para la elección del modo de cálculo del biovolumen en la construcción de los espectros se realizó una comparativa entre biovolumen calculado, volumen ABD y volumen ESD para la estación del Giro respecto a las fracciones 9-100 μm y 100-250 μm (Fig. 3).

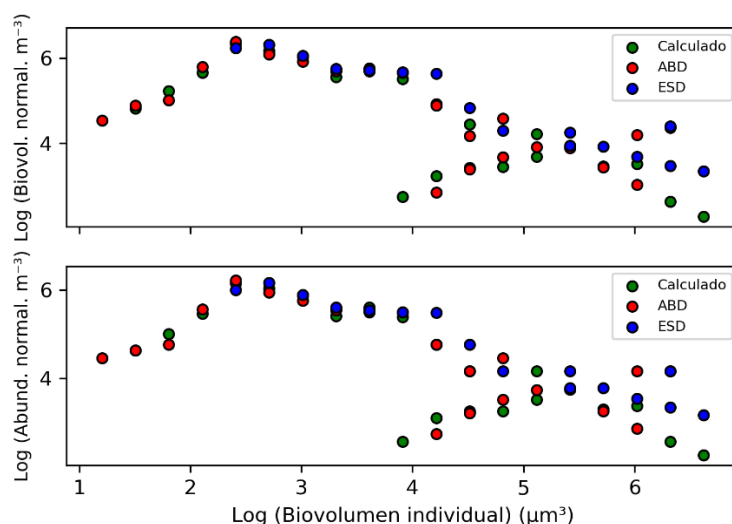


Figura 3. Espectro de tamaño (panel superior) y abundancia (panel inferior) en la estación Giro para las fracciones 9-100 μm y 100- 250 μm con biovolumen calculado, volumen ABD y volumen ESD.

A simple vista, el volumen ESD abarca un rango menor de clases de tamaño mientras que el biovolumen calculado y el volumen ABD abarcan un rango parecido. Sin embargo, existen diferencias significativas entre el biovolumen calculado y el volumen ABD en las tres estaciones ($p=0.01$, $p= 2.03 \cdot 10^{-2}$, $p= 0.02$) según el análisis t-Student suponiendo varianzas iguales realizado sobre las mismas (Anexo, Tabla III). El 61.02% de los valores de biovolumen calculado son mayores que los de volumen ABD.

En la estación del Giro, el solapamiento entre la fracción 9-100 μm y 100-300 μm es similar en ambos métodos, sin embargo, el biovolumen calculado presenta valores en clases de tamaño más grandes del espectro. Esto es debido a que los biovolúmenes calculados se obtienen mediante distintas ecuaciones, mientras que todos los volúmenes ABD se obtienen a partir de la ecuación de la esfera, resultando en valores menos dispersos. Al introducir la fracción restante (Bongo, $>200 \mu\text{m}$), quedarían menos clases de tamaño vacías entre la fracción 100-250 μm y la fracción $>200\mu\text{m}$ utilizando el biovolumen calculado en comparación con el volumen ABD y el volumen ESD. El biovolumen calculado es más preciso porque asigna una forma geométrica concreta conocida a la partícula y por tanto es el utilizado en la construcción de los espectros de tamaño.

2.4.2. Espectros de tamaño

Un espectro de tamaño enfrenta la biomasa normalizada frente al tamaño en escala de octavas 2^n (Sheldon et al., 1972). La biomasa se normaliza dividiéndola entre la amplitud de cada clase de tamaño a la que pertenezca (Δw), la cual coincide con el valor inferior de cada clase de tamaño (w). La biomasa normalizada de cada clase, $\beta(w_i)$, se calcula mediante la biomasa o, en este caso biovolumen (B) tal que:

$$\beta(w_i) = [B(w, w + \Delta w)] / \Delta w$$

Si se establece una relación logarítmica entre las variables se obtiene una relación lineal obteniendo los parámetros del espectro de tamaños (Platt & Denman, 1978):

$$\log \beta(w) = a + \log w$$

donde a es la ordenada en el origen y b la pendiente de la recta de regresión, que reflejan las clases de tamaño predominantes en la comunidad.

El espectro de tamaño, como representación de la comunidad que es, se construyó sólo con los biovolúmenes de organismos, descartando partículas no vivas y artefactos (e.j. basura, fibras, agregados o burbujas), y considerando todas las fracciones de tamaño (de citometría, $<9 \mu\text{m}$, a Bongo, $>200 \mu\text{m}$). Sin embargo, las abundancias por clase de tamaño pueden estar sobre o subestimadas por un error operacional tanto en las clases más pequeñas, debido a las limitaciones ópticas de las técnicas empleadas, como en las más grandes, causado por un volumen de muestreo pequeño. Por lo tanto, es necesario depurar el espectro. El criterio seguido es eliminar las clases que pueden tener un alto error en la estimación de abundancia (Lund et al., 1958; García et al., 1994). Para ello, se eliminaron las clases de tamaño que presentan menos de 10 individuos (valor arbitrario, Álvarez et al., 2011), lo cual supondría asumir hasta un 63.25% de error en la estimación de la abundancia (Anexo, Tabla IV). Por otro lado, pueden existir clases de tamaño con más de 10 individuos fuera de los límites de representatividad del método, por lo que ese valor no sería representativo. Esto es debido a errores adicionales, como por ejemplo el muestreo de organismos más pequeños que el tamaño de malla utilizado para construir la fracción. Como resultado, tendremos un solapamiento en el espectro entre las distintas fracciones debido al uso de diferentes métodos de muestreo. Para resolver este problema, se calculan los biovolúmenes mínimo y máximo representativos para cada metodología de muestreo en función de la luz de malla empleada (Anexo, Tabla V). Así,

las clases con biovolúmenes fuera de los rangos representativos son eliminados del espectro. Una vez depurados los datos, se obtienen los espectros para cada estación.

La construcción de espectros de tamaño se llevó a cabo con el software libre Anaconda 5.1. a través del entorno de desarrollo integrado Spyder (Python 2.7.10) que utiliza el lenguaje de programación Python y R.

2.5. Cálculo de las tasas metabólicas

Las tasas metabólicas hacen referencia a las de producción y respiración. Para el cálculo de ambas tasas se utilizaron las siguientes ecuaciones (García-Muñoz et al., 2013, 2014).

Producción:

- Plancton autótrofo:

$$\ln(PN) \text{ (mmolO}_2 \cdot \text{cel}^{-1} \text{ día)} = \ln Nc + \alpha * \ln(Mi) - Ea * \left(\frac{1}{kT}\right) + \ln\left(\frac{Iz}{Iz + Km}\right)$$

Respiración:

- Bacterias heterótrofas:

$$\text{Respiración (fgC} \cdot \text{cel}^{-1} \text{ día)} = 3.21 * 10^{11} e^{-0.589/kT}$$

- Plancton:

$$\ln(R) \text{ (mmolO}_2 \cdot \text{cel}^{-1} \text{ día)} = \ln Nc + \alpha * \ln(Mi) - Ea * \left(\frac{1}{kT}\right) + \ln\left(\frac{Iz}{Iz + Km}\right)$$

donde PN es producción neta y R es respiración; Nc es la constante de normalización; α es el exponente alométrico del tamaño corporal; Mi es la biomasa del organismo (pgC); Ea es la energía de activación (eV); k es la constante de Boltzmann, $8.52 * 10^{-5} \text{ eV K}^{-1}$; T es la temperatura grados en Kelvin; Iz es la irradiancia PAR a la profundidad a la que se recogió la muestra ($\text{mol fotones} / \text{m}^{-2} \text{ día}^{-1}$); Km es la constante de saturación media de Michaelis-Menten, es la energía lumínica a la que se alcanza la mitad de la actividad máxima fotosintética. Los valores de Nc , α y Ea varían en función de si los organismos son autótrofos o heterótrofos (Tabla 2).

Tabla 2. Constantes de las ecuaciones de las tasas metabólicas.

	ln(Nc)	α	Ea	Km
Producción	-11.56	1.02	-0.25	1.52
Respiración autótrofos	-13.10	1.02	-0.25	1.52
Respiración heterótrofos	-0.76	0.07	-0.56	

En ambas ecuaciones, el parámetro *Mi* debe introducirse en pg C. Por ello hay que hacer una conversión previa de biovolumen a biomasa. Dicha conversión se hizo siguiendo las ecuaciones referidas en la Tabla 3.

Tabla 3. Ecuaciones de conversión biovolumen a biomasa de carbono.

	Ecuación	Fuente
Bacterioplancton	$C/vol \text{ ratio} = 0.14 \text{ pgC} \cdot \mu\text{m}^{-3}$	(Nagata & Watanabe, 1990)
Microplancton	$\log \text{ pgC} \cdot \text{cel}^{-1} = \log a + b \cdot \log V (\mu\text{m}^3)$	(Menden-Deuer & Lessard, 2000)
Dinoflagelados autótrofos	$\log \text{ pgC} \cdot \text{cel}^{-1} = -0.076 + 0.817 \cdot \log V (\mu\text{m}^3)$	(Menden-Deuer & Lessard, 2000)
Dinoflagelados heterótrofos	$\log \text{ pgC} \cdot \text{cel}^{-1} = -0.547 + 0.900 \cdot \log V (\mu\text{m}^3)$	(Menden-Deuer & Lessard, 2000)
Diatomeas (<3000 μm^3)	$\log \text{ pgC} \cdot \text{cel}^{-1} = -0.541 + 0.811 \cdot \log V (\mu\text{m}^3)$	(Menden-Deuer & Lessard, 2000)
Diatomeas (>3000 μm^3)	$\log \text{ pgC} \cdot \text{cel}^{-1} = -0.933 + 0.881 \cdot \log V (\mu\text{m}^3)$	(Menden-Deuer & Lessard, 2000)
Demás protistas (>3000 μm^3)	$\log \text{ pgC} \cdot \text{cel}^{-1} = -0.665 + 0.939 \cdot \log V (\mu\text{m}^3)$	(Menden-Deuer & Lessard, 2000)
Demás protistas (<3000 μm^3)	$\log \text{ pgC} \cdot \text{cel}^{-1} = -0.583 + 0.860 \cdot \log V (\mu\text{m}^3)$	(Menden-Deuer & Lessard, 2000)
Mesozooplancton	$C \text{ (mg)} = 0.0514 + 0.0515 \cdot V \text{ (mm}^3\text{)}$	(Alcaraz, Saiz, Calbet, & Trepas, 2003)

Para obtener tanto la tasa de producción como de respiración en [mg C · m⁻³ día], es necesario hacer un cambio de unidades. Primero, los resultados en unidades [mmol O₂ · cel⁻¹ día], se multiplican por 32 para convertirlos a [mg O₂ · cel⁻¹ día] (1 mmol O₂ = 32 mg O₂). Segundo, para convertirlos en [mg C · cel⁻¹ día] se utilizan los coeficientes de producción (1.25) y de respiración (1), es decir, las ratios de volumen de CO₂ implicado por volumen de O₂

consumido por un organismo, tejido o célula en un tiempo dado. Por último, se multiplica por la abundancia de organismos [$\text{cel} \cdot \text{m}^{-3}$] para obtener los resultados en las unidades de [$\text{mg C} \cdot \text{m}^{-3} \text{ día}$].

Finalmente, la producción primaria bruta (PB) se calcula a partir de la suma de las producciones netas individuales (PN) y las respiraciones individuales de los autótrofos (R_a). La respiración de la comunidad (R_c) es la suma de todas las respiraciones individuales (autótrofos y heterótrofos). El estado metabólico de la comunidad se establece con el indicador PB/R; si $\text{PB/R} < 1$, la comunidad es heterótrofa, si $\text{PB/R} > 1$, la comunidad es autótrofa (García-Muñoz et al., 2014).

Estos cálculos han sido repetidos para un escenario hipotético donde la temperatura del agua de mar aumentase en 6 °C. Según el IPCC (2007, 2013), este es el aumento de temperatura que experimentará la zona de estudio bajo la situación más pesimista en el año 2100.

3. RESULTADOS

3.1 Variables fisicoquímicas

Con el fin de caracterizar las condiciones físicas de las estaciones se identificaron las masas de agua presentes a partir de los diagramas TS atendiendo a las descripciones de la bibliografía. El agua atlántica superficial (SAW, *Superficial Atlantic Water*) se caracteriza por un rápido descenso de la temperatura entre los 19 y 20°C y con salinidades cercanas a los 36. El agua mediterránea saliente (MOW, *Mediterranean Outflow Water*) alcanza temperaturas de 13°C y salinidades superiores a 38. El resultado de la mezcla de las anteriores masas de agua es el agua atlántica modificada (MAW, *Modified Atlantic Water*) cuya salinidad depende del grado de mezcla (Fig.4).

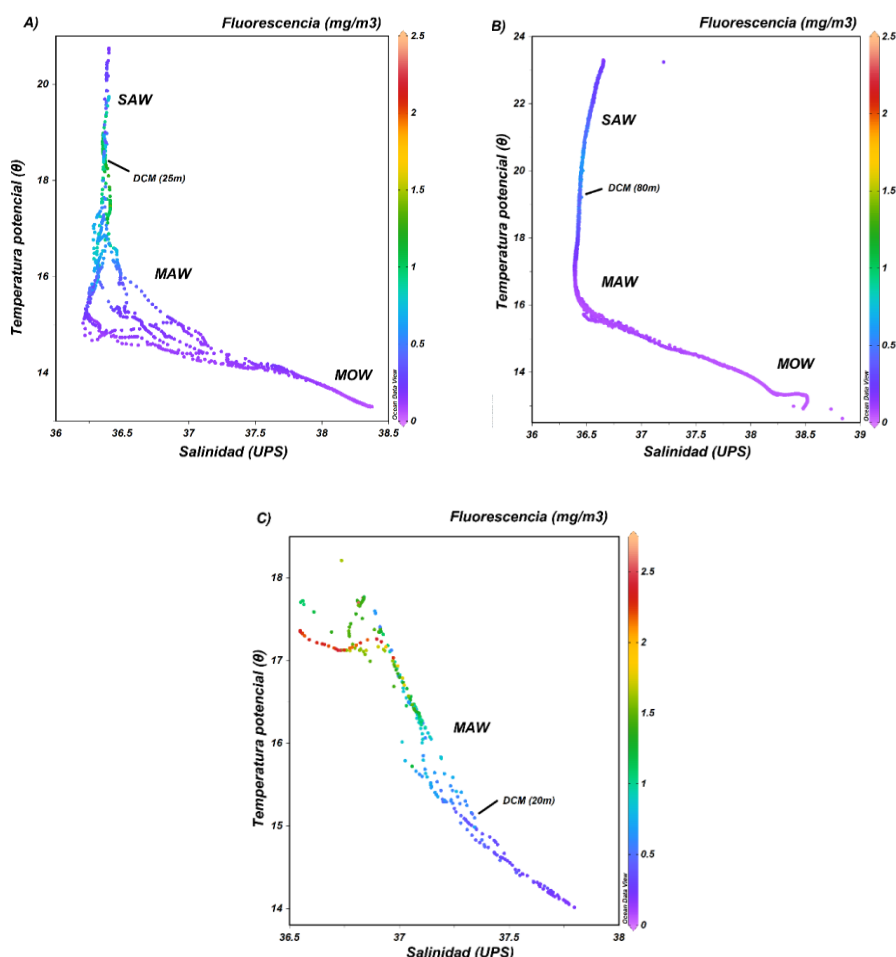


Figura 4. Diagramas TS para cada una de las estaciones: A) Jet, B) Giro y C) Costa. (SAW: Agua Superficial Atlántica; MAW: Agua Atlántica Modificada; MOW: Agua Mediterránea saliente). Gráficos obtenidos con el software de visualización de datos Ocean Data View (ODV).

Además, se representaron los perfiles de temperatura, salinidad y fluorescencia a partir de los datos registrados por la CTD (Fig. 5). Los perfiles de salinidad del Jet y del Giro

muestran un gradiente en torno a los 120 m y 180 m, respectivamente, con un aumento de la salinidad, donde se localiza la interfaz entre las masas de agua SAW y MOW, (Fig. 5A y B). En la estación del Jet se detectó un máximo de fluorescencia superficial (SCM, *Subsurface Chlorophyll Maximum*) en torno a los 25 m, mientras el DCM se localiza a los 40 m con valores de fluorescencia de $1.5 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ (Fig 5A). En el Giro, el DCM se encuentra a la profundidad de 80 m, con unos valores de fluorescencia de $\sim 0.6 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ (Fig 5B). En cambio, el perfil de la Costa no muestra ninguna estratificación y solo está presente la masa de agua MAW. Tienen lugar pequeños aumentos de salinidad y descensos de temperatura con la profundidad. El SCM se encuentra a los 10 m de profundidad mientras que el DCM aparece a los 20 m, con valores de fluorescencia de $\sim 0.75 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ (Fig. 5C).

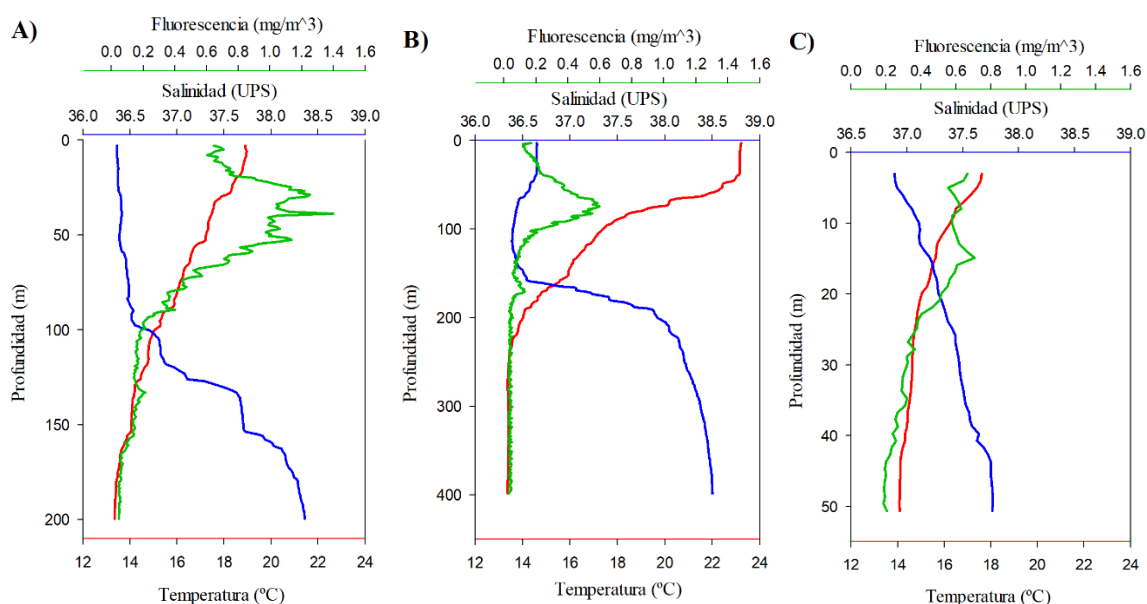


Figura 5. Perfiles de temperatura (línea roja), salinidad (línea azul) y fluorescencia (línea verde) para cada una de las estaciones: A) Jet, B) Giro y C) Costa. Gráficos elaborados con el software SigmaPlot.

3.2. Composición taxonómica de las comunidades

Para comparar las estaciones desde un punto de vista taxonómico, los organismos se agruparon en diferentes categorías. A continuación, dichas categorías se representaron como el porcentaje del biovolumen total que constituyen en su correspondiente estación. A pesar de que la clasificación de la comunidad fue más detallada, como se mencionó anteriormente (12 clases para la fracción 9-20 μm y 33 clases para la fracción 20-250 μm), se han agrupado en un número menor para su mejor representación: bacterias heterótrofas, pico- y

nanofitoplancton, diatomeas, otros protistas, dinoflagelados, tintínidos y mesozooplancton (Fig. 6).

En la estación del Jet, las diatomeas representan el 36.99% del biovolumen total, seguidas por las bacterias heterótrofas con el 36.71% (Fig. 6A). En el Giro y la Costa destacan las bacterias heterótrofas con el 84.91% y 53.90% del biovolumen total, respectivamente. Mientras las diatomeas solo representan un 0.09% en el Giro, y un 12.76% en la Costa. El mesozooplancton ronda el 9.5% en el Jet y el Giro mientras que en la Costa alcanza el 24.87%.

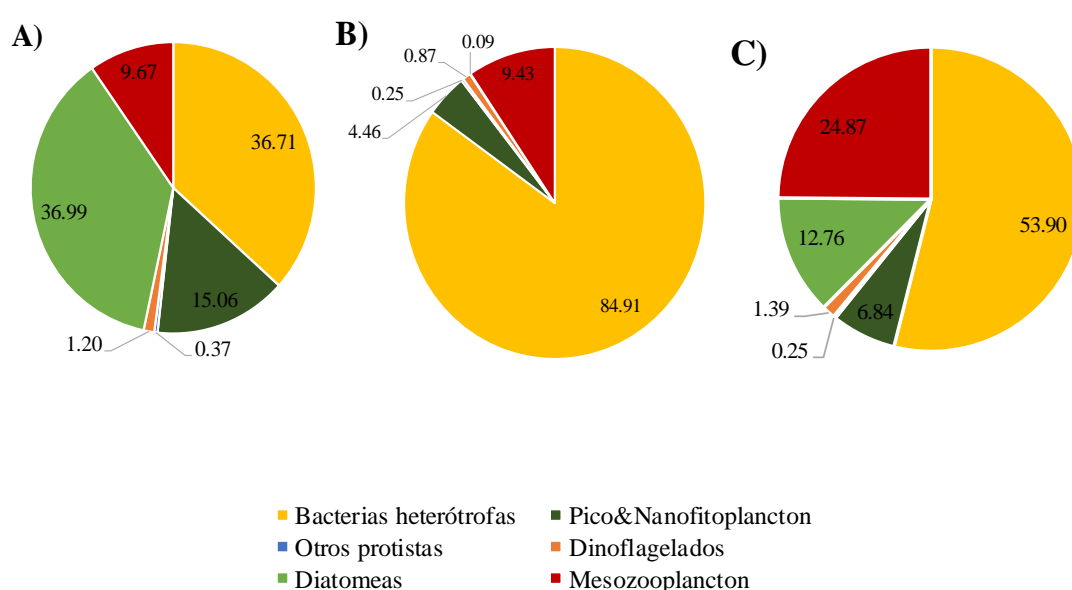


Figura 6. Composición taxonómica de las comunidades para cada una de las estaciones: A) Jet, B) Giro y C) Costa

3.3. Espectros de tamaño

Tras la depuración de los datos explicada anteriormente, se obtienen los espectros para cada estación (Fig. 7). Los espectros de tamaño muestran el biovolumen normalizado frente a las clases de tamaño. Las pendientes de las rectas de regresión son de -1.05, -1.07 y -1.05 en Jet, Giro y Costa, respectivamente.

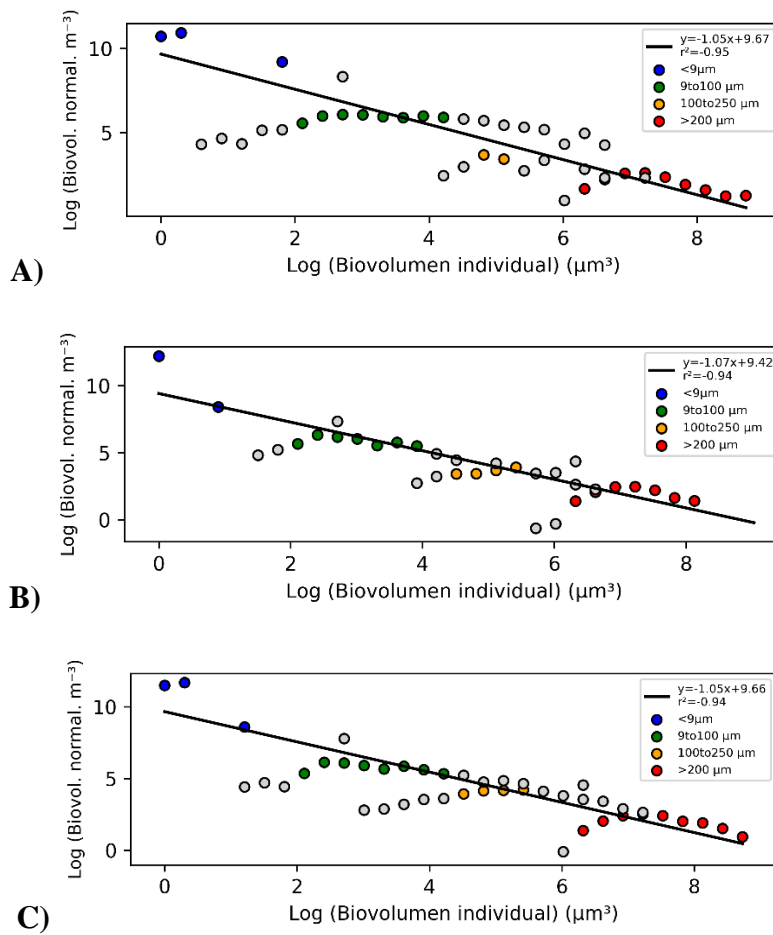


Figura 7. Espectros de tamaño por fracciones en las diferentes estaciones: A) Jet, B) Giro y C) Costa. Los puntos grises son los datos eliminados bien por estar fuera de los límites de la metodología de muestreo o por ser clases que presentan menos de 10 individuos. No se incluyen en el cálculo de la recta de regresión y solo se representan como información complementaria.

3.4. Tasas metabólicas

En la tabla 4 se recogen los valores de producción y respiración por clase y estación, y en la tabla 5 la producción bruta de la comunidad y el indicador PB/R utilizado para determinar el balance trófico de la comunidad.

En la estación del Jet, el 98.50% de la producción neta de autótrofos es debida al picoplancton grande y al nanoplancton pequeño. Mientras, la mayor tasa de respiración es producida por los crustáceos del orden Cladocera con el 22.81% (Tabla 4). En el Giro también destaca el nanoplancton pequeño con el 86.47% de la producción neta total de autótrofos. En este caso, la mayor parte de la respiración se debe a la fracción 9-100 μm con el 82.56%. En la Costa el 83.80% de la producción neta de autótrofos pertenece al nanoplancton pequeño y al

picoplancton grande. Entretanto, la fracción 100-250 μm , respira el 91.92% del total. La estación del Jet es la que mayor producción neta presenta, 86.58 $\text{mg C}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{día}^{-1}$ (Tabla 4), frente al 17.99 $\text{mg C}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{día}^{-1}$ de la estación del Giro. Por el contrario, la respiración es mayor en el Giro con 588.22 $\text{mg C}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{día}^{-1}$, mientras que en el Jet es de 39.66 $\text{mg C}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{día}^{-1}$ (Tabla 4).

Tabla 4. Producción neta (PN) y respiración (R) ($\text{mg C}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{día}^{-1}$) por clase y estación.

	Jet		Giro		Costa	
	PN	R	PN	R	PN	R
Bacterias heterótrofas	0.00	8.65	0.00	9.17	0.00	6.62
<i>Synechococcus</i>	0.44	0.07	0.16	0.03	0.62	0.10
<i>Prochlorococcus</i>	0.56	0.09	0.20	0.03	0.74	0.12
Picoplancton grande	40.81	6.46	2.02	0.32	12.53	1.98
Nanoplancton pequeño	44.74	7.08	15.55	2.46	46.59	7.38
Fracción 9-100 μm	0.30	0.06	0.05	485.64	9.07	1.70
Fracción 100-250 μm	0.001	0.001	0.00	86.76	1.09	333.70
Cladocera	0.00	8.73	0.00	1.09	0.00	3.97
Calanoida	0.00	4.59	0.00	0.74	0.00	4.82
Tunicata	0.00	0.59	0.00	0.23	0.00	0.67
Poecilostomatoida	0.00	1.09	0.00	0.32	0.00	0.25
Resto mesozooplancton	0.00	2.26	0.00	1.44	0.00	1.76
TOTAL	86.85	39.66	17.99	588.22	70.64	363.05

La mayor producción bruta se observó en el Jet, 100.60 $\text{mg C}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{día}^{-1}$, frente a la menor en el Giro, 20.84 $\text{mg C}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{día}^{-1}$. La estación del Jet presenta un balance autótrofo ($\text{PB/R} > 1$) y, por el contrario, el Giro y la Costa tienen un balance heterótrofo ($\text{PB/R} < 1$).

Tabla 5. Producción bruta (PB) ($\text{mg C}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{día}^{-1}$) y el indicador PB/R por estación.

	PB	PB/R
Jet	100.60	2.54
Giro	20.84	0.04
Costa	81.82	0.23

3.4.1. Tasas metabólicas para un escenario hipotético de aumento de temperatura

En la tabla 6 se muestran el porcentaje de aumento de tasas de producción neta de autótrofos y de respiración para cada clase y estación ante el aumento hipotético de temperatura de 6°C. En la tabla 7 se muestran las tasas de producción bruta y el indicador PB/R utilizado para determinar el balance trófico de la comunidad ante dicha situación hipotética.

Tabla 6. Porcentajes de aumento de la producción neta (PN) y respiración (R) ($\text{mg C} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{día}^{-1}$) por clase y estación, para el caso hipotético de aumento de 6 °C de temperatura en el agua de mar.

	Jet		Giro		Costa	
	PN	R	PN	R	PN	R
Bacterias heterótrofas	0.00	60.53	0.00	60.15	0.00	62.27
<i>Synechococcus</i>	25.23	25.23	25.09	25.09	25.87	25.87
<i>Prochlorococcus</i>	25.23	25.23	25.09	25.09	25.87	25.87
Picoplancton grande	25.23	25.23	25.09	25.09	25.87	25.87
Nanoplancton pequeño	25.23	25.23	25.09	25.09	25.87	25.87
Fracción 9-100µm	25.23	29.68	25.09	56.48	25.87	30.87
Fracción 100-250µm	25.23	48.56	25.09	56.48	25.87	58.43
Cladocera	0.00	57.13	0.00	55.50	0.00	58.35
Calanoida	0.00	57.13	0.00	55.50	0.00	58.35
Tunicata	0.00	57.13	0.00	55.50	0.00	58.35
Poecilostomatoida	0.00	57.13	0.00	55.50	0.00	58.35
Resto mesozooplankton	0.00	57.13	0.00	55.54	0.00	58.37
TOTAL	25.23	46.81	25.09	56.38	25.87	57.51

Las tasas de producción neta aumentan en torno al 25% para todas las clases y en el total de cada estación. Las tasas de respiración aumentan ~60% para bacterias heterótrofas y mesozooplankton, para las demás categorías lo hace entre el 25% y 50%. Considerando la comunidad completa, el menor aumento en la tasa de respiración se observó en el Jet con un 46.81%, y el mayor en la Costa con un 57.51%.

La producción bruta experimenta un aumento en todas las estaciones siendo mayor en el Jet y menor en el Giro. En todas las estaciones se produce una disminución del indicador PB/R siendo más marcada en el Jet.

Tabla 7. Tasas metabólicas ($\text{mg C} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{día}^{-1}$) por cada estación y el indicador PB/R, en el caso hipotético por estación.

	PB	PB/R
Jet	125.98	2.16
Giro	26.06	0.03
Costa	102.99	0.18

4. DISCUSIÓN

El mar de Alborán está caracterizado por la distribución vertical de dos masas de agua, SAW y MOW. Los diagramas TS (Fig. 4) muestran la presencia de ambas masas de agua en las estaciones del Jet y del Giro. Sin embargo, en la Costa solo encontramos MAW, lo que indica procesos de mezcla en esta estación (Criado-Aldeanueva et al., 2006; Gascard & Richez, 1985).

La estación del Jet presenta los mayores valores de fluorescencia. Esto puede deberse a que el jet atlántico entrante está caracterizado por una zona frontal bien definida con un gran contraste de densidad. Las zonas frontales son conocidas por aumentar la producción primaria, proporcionando fertilización en la superficie y por la alta acumulación de biomasa planctónica (Oguz et al. 2014). Por otro lado, la estación oligotrófica del Giro presenta los valores más pequeños de fluorescencia.

Según Rodríguez (1982), el balance de nutrientes de la cuenca es negativo debido a la salida a través del Estrecho de aguas ricas en nutrientes y entrada de agua pobres, lo que determina las características oligomesotróficas de la zona que no favorecen el crecimiento del fitoplancton, hecho que corroboran los perfiles de fluorescencia (Fig. 5). En el Giro, esta oligotrofia se debe a la convergencia de las aguas lo cual empuja la termoclina, y por tanto las capas profundas con más los nutrientes hacia el fondo (García-Lafuente et al., 2000) (Fig. 8). En cuanto a la Costa, debido a la época en la que se realizó el muestreo, no se observó el afloramiento típico de esta zona, corroborado por los datos de temperatura (Fig. 5).

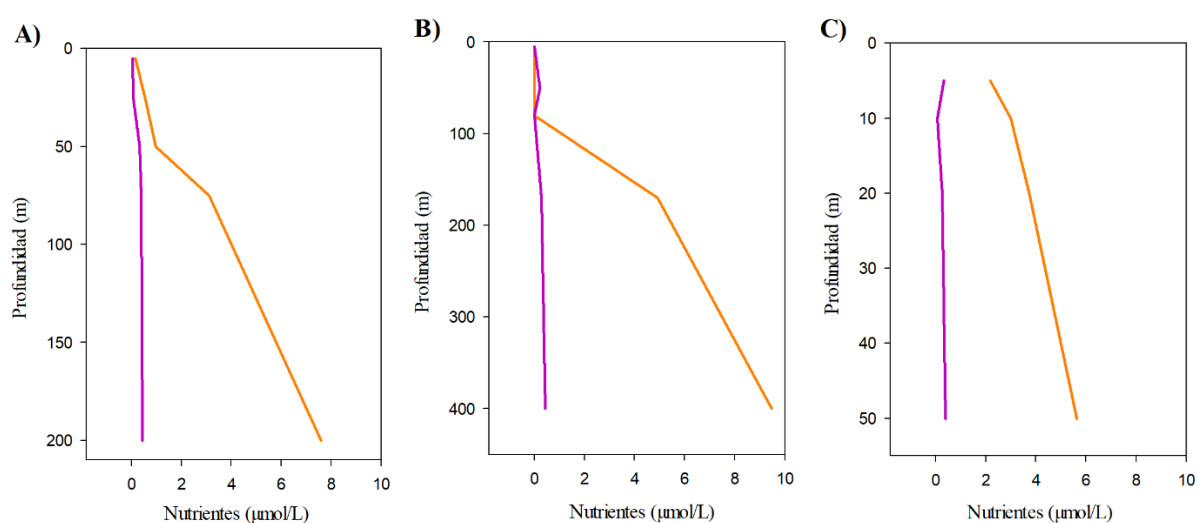


Figura 8. Perfiles verticales de concentración de Nitrato (NO₃; línea naranja) y fosfato (PO₄; línea morada) para cada una de las estaciones: A) Jet, B) Giro y C) Costa.

La estructura de tamaños de las comunidades fitoplanctónicas determina qué camino tomará la energía a través de la cadena trófica, bien “la cadena trófica de herbívoros” o “la vía o cadena trófica microbiana” (Legendre & Le Fèvre, 1991). El primer caso se desarrolla típicamente en áreas donde se dan afloramientos que traen consigo aguas ricas en nutrientes lo que desencadena *blooms* de diatomeas. Estos *blooms* están seguidos por un pico de abundancia de zooplancton herbívoro. Es decir, una mayor producción primaria permite un mayor flujo de energía y biomasa a niveles superiores de la cadena trófica. Por otro lado, en aguas oligotróficas, los organismos autótrofos son de menor tamaño y predomina la red microbiana (Azam et al., 1983). Así, cambios en la producción primaria están relacionados con los cambios en la red trófica dominante (Malone, 1980).

Varios estudios indican que cambios en la comunidad de organismos planctónicos de mayor tamaño son responsables de la variabilidad en la biomasa total del fitoplancton, mientras que la abundancia del picoplancton se mantendría relativamente constante (Raimbault, 1988; Rodríguez et al., 1998) como muestran los resultados (Fig. 6). En la estación del Jet las bacterias heterótrofas representan la segunda fracción mayoritaria, mientras que en el Giro y la Costa son la fracción predominante de la comunidad (Fig. 6). Esto es de esperar dadas las condiciones oligotróficas de la cuenca y de la época de muestreo posteriores a la estratificación (periodo post-estival). Sin embargo, en la estación del Jet las diatomeas dominan frente a las bacterias heterótrofas. Por un lado, esto podría ser posible por la entrada de masas de agua cargadas de fitoplancton a través del Estrecho o, por otro, debido a sus remolinos asociados que generan movimientos verticales e impulsa nutrientes hacia la superficie favoreciendo el crecimiento del fitoplancton (Oguz et al., 2017). Ambos casos explicarían los mayores valores de fluorescencia en el Jet (Fig. 5a) que se correspondería con bajos valores de nutrientes (Fig. 8A). En la Costa, la fracción del mesozooplancton es mayor respecto a las otras estaciones (Fig. 6C), lo que puede deberse a una gran presencia de fitoplancton, que, tras ser consumidos por el mesozooplancton, explicaría los bajos valores de fluorescencia en esta estación (Fig. 5c). Por otro lado, los valores de turbidez son altos en la Costa respecto a las otras estaciones (Fig. 9C), especialmente en el DCM (20 m), inhibiendo la entrada de luz disponible para el crecimiento del fitoplancton, lo que también explicaría los valores de fluorescencia en Costa (Fig. 5C).

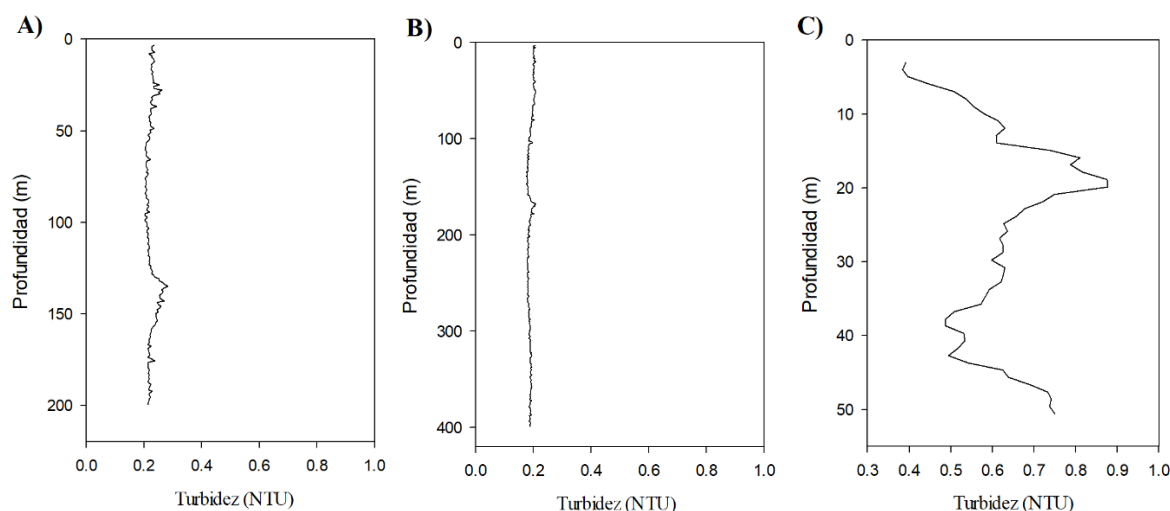


Figura 9. Perfiles verticales de turbidez (NTU) para cada una de las estaciones: A) Jet, B) Giro y C) Costa.

El espectro de tamaño es una buena herramienta para resumir la estructura de tamaños de la comunidad y analizar todos los compartimentos biológicos implicados. Además, permite observar cambios a lo largo de los niveles tróficos como las interacciones depredador-presa, en la producción de la comunidad, en las ratios de respiración y su respuesta ante ellos. Sin embargo, también cuenta con limitaciones metodológicas dado que cubre un amplio rango de tamaños. El resultado de eliminar los valores no representativos son los vacíos metodológicos debido a la ausencia de solapamiento de las técnicas empleadas que se dan especialmente entre los 200 y 300 μm (Fig. 7), cubriéndose por interpolación al realizar la regresión lineal. Cuando el biovolumen normalizado se enfrenta a las clases de tamaño en ejes logarítmicos la pendiente obtenida es cercana a -1 (Sheldon et al., 1972). Varios estudios muestran una pendiente en torno a -1 en la mayoría de sistemas: partículas oceánicas (Blanco et al., 1998), limnoplanton (Ahrens & Peters, 1991; Gaedke, 1992; García et al., 1995; Rodríguez et al., 1990; Sprules & Munawar, 1986) o micro y mesoplanton oceánico (Quiñones, 1992, 1994). Otros estudios donde los espectros de tamaño se construyeron en términos de carbono (biomasa medida como μg o pg de carbono) han mostrado pendientes con valores de -1.22 (Platt & Denman, 1978) y -1.16 (Rodríguez & Mullin, 1986). Cambios en la estructura de tamaño de una comunidad se verán reflejados en el espectro de tamaño de la comunidad y en su pendiente, la cual se espera sea menos negativa en zonas costeras, y más negativa en áreas oligotróficas. Si las pendientes son cercanas a -1, la biomasa está distribuida homogéneamente entre las clases de tamaño, mientras que si es distinta de -1, la organización de la biomasa es desigual entre las clases de tamaño (Blanco et al., 1994). En este estudio, las pendientes obtenidas para las estaciones se

encuentran entre -1.05 y -1.07 (Fig. 7), con valores de R^2 por encima de 0.94. Dadas las condiciones oligotróficas del Giro, cabría esperar una diferencia en la pendiente del espectro respecto a las del Jet y la Costa, acentuando la importancia que los organismos de pequeño tamaño tienen sobre el funcionamiento total del ecosistema, propio de regiones oligotróficas (González-García et al., 2015). La dominancia de las clases de menor tamaño en el Giro se observa en la figura 6B, sin embargo, esto no se refleja en el espectro ya que, aunque la pendiente del Giro sea ligeramente mayor (-1.07), no presenta grandes diferencias con las pendientes de los espectros del Jet y la Costa. Esto puede deberse a las limitaciones del espectro; el valor perteneciente a las bacterias heterótrofas (Fig. 7B, punto azul superior izquierdo) es mayor en el Giro, aunque esto no se traduce en la recta de regresión debido a la ausencia de valores en las clases de tamaño menores ya que *Prochlorococcus spp.* y *Synechococcus spp.* tienen el mismo tamaño y se agrupan en la misma clase. Por otro lado, cuando las pendientes muestran valores alejados de -1 también podrían manifestar un desequilibrio momentáneo, lo que sería propio de la estación de Costa, ya que las zonas costeras son sistemas inestables sujetas a más interacciones con espectros irregulares. No obstante, el espectro que presenta no lo es, debido, posiblemente, a que, aunque el espectro es la representación de una “realidad momentánea”, el estado muestreado se hallaba más o menos en equilibrio. En general, los espectros de las estaciones analizadas en este estudio muestran diferencias mínimas en las pendientes, mostrando cierta homogeneidad en las estructuras de la comunidad pelágica de la región muy cercanas al equilibrio.

Todo lo anterior, composición taxonómica y estructura de tamaños, tendrá efectos sobre el metabolismo de la comunidad. En el Jet tiene lugar el mayor valor de PN y en el Giro el menor, lo que es de esperar dados los perfiles de fluorescencia (Fig. 5) y la composición taxonómica de las comunidades (Fig. 6). Contrariamente, los valores de respiración son mayores en el Giro y en la Costa. En el primer caso, el mayor aporte se corresponde con la fracción 9-100 μm , propia de estaciones oligotróficas, y en el segundo, al mesozooplankton, que como indica la figura 6C es mayor que en el resto de estaciones. Los resultados de los balances tróficos, que identifican el Jet como una comunidad autótrofa, y el Giro y la Costa heterótrofas (Tabla 5) concuerdan con los perfiles de fluorescencia (Fig. 5).

Durante la campaña del proyecto MEGAN se realizaron una serie de incubaciones diarias para cuantificar el metabolismo de la comunidad pelágica, usando el Método Winkler. Dichas incubaciones se hicieron sobre agua de superficie (4.5 m de profundidad) y se incubaron en la cubierta del barco con una atenuación del 50% de la irradiancia incidente (Sala et al. *in*

prep.). A continuación, se expone una comparativa entre los resultados obtenidos mediante la Teoría Metabólica (Tablas 4 y 5) y dichas incubaciones (Tabla 8). Las tasas obtenidas a partir de las incubaciones fueron la producción neta de la comunidad (PN_c) y la respiración de la comunidad (R_c) en $[mg\ O_2 \cdot L^{-1}]$. Dado que en la PN_c están implicadas tanto producción como respiración no sería correcto aplicar los coeficientes de producción y respiración para convertirlos en $[mg\ C \cdot L^{-1}]$. Por lo tanto, el indicador PB/R no se utiliza para la comparación sino el balance trófico resultante de las mismas: autótrofo ($PN_c > 0$) o heterótrofo ($PN_c < 0$). Los resultados de la teoría metabólica indican que la comunidad del Jet es autótrofa mientras que las del Giro y la Costa son heterótrofas. Los resultados de las incubaciones mantienen el resultado obtenido para el Jet y el Giro, sin embargo, en según este análisis la Costa destaca como comunidad autótrofa.

Tabla 8. Tasas metabólicas ($mg\ O_2 \cdot L^{-1}$) obtenidas para cada estación mediante el método Winkler

	PN_c	R_c	PB
Jet	0.262	0.029	0.291
Giro	-0.012	0.055	0.043
Costa	0.357	0.083	0.440

Debido a que las incubaciones no consideran la fracción mayor de la comunidad planctónica ($> 100\ \mu m$), se han recalculado las tasas de producción y respiración siguiendo la TME para la misma fracción de tamaño para poder comparar ambas situaciones (Tabla 9). En este caso, los resultados de ambos métodos coinciden: el Jet y la Costa son comunidades autótrofas y el Giro heterótrofa. Esto es debido a que la fracción mayor de $100\ \mu m$ representa el 95.05% del total de respiración en la Costa (Tabla 4).

Tabla 9. Tasas metabólicas ($\text{mg C} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{día}^{-1}$) y el indicador PB/R por estación obtenidas mediante la TME para la fracción de tamaño $< 100 \mu\text{m}$.

	PB	R	PB/R
Jet	100.60	22.41	4.49
Giro	22.83	498.06	0.05
Costa	81.70	17.77	4.60

El cambio climático es responsable de cambios en la temperatura, que dan lugar al aumento de la estratificación en los océanos, a la alteración de las corrientes, a la intensificación o debilitamiento de los afloramientos locales, a la estimulación la fotosíntesis por el aumento de CO_2 y a la reducción de los procesos de calcificación por la acidificación oceánica, entre otros (Hallegraeff, 2010). Por otro lado, a pesar de su microscópico tamaño, el fitoplancton soporta alrededor de la mitad de la producción primaria global, conduce ciclos biogeoquímicos esenciales y representa la base de la red trófica marina (Field et al., 1998). Por ello, los cambios en su distribución, abundancia, estructura y metabolismo son importantes para predecir el futuro de las comunidades ante los efectos del cambio climático. La respuesta de las comunidades fitoplanctónicas al cambio climático depende principalmente de la competición por nutrientes y luz, además de la adaptación al propio aumento de temperatura (Marinov et al., 2010). Mientras, la temperatura junto con la biomasa corporal son los principales determinantes del metabolismo del organismo (Gillooly et al., 2001). No obstante, en el escenario hipotético planteado en este estudio se asume que todas las especies implicadas se adaptarán a los cambios de temperatura o continuarán componiendo la comunidad en la misma proporción. Por lo tanto, es de esperar un aumento en las tasas metabólicas de las estaciones ante este supuesto aumento de la temperatura (Tabla 6 y 7). Los aumentos son, en general, similares. Esto es debido a que el único factor que ha cambiado ha sido la temperatura y, dado que la ecuación utilizada es la misma, es lógico un aumento proporcional de las tasas de producción y respiración actuales e hipotéticas en las distintas clases (Tabla 6). El aumento de las tasas metabólicas se debe a que la temperatura influye en los procesos bioquímicos (Vázquez-Domínguez et al., 2007). Sin embargo, Iwin et al. (2015) muestra que, aunque la mayoría de las especies dominantes de la comunidad son capaces de adaptarse a los cambios de temperatura, no lo son ante los cambios de nitrato. Además, Vázquez-Domínguez et al.

(2012) muestra pequeñas alteraciones en la estructura de la comunidad microbiana ante cambios de temperatura que pueden influenciar en los predadores microplanctónicos (ciliados y dinoflagelados). Por lo tanto, no podemos concluir que las comunidades se adaptarán a los cambios predichos para finales de siglo lo que resultaría en una restructuración de las comunidades fitoplanctónicas con consecuencias en cascada a través de las redes tróficas y, a su vez, en las tasas metabólicas y balances tróficos.

5. CONCLUSIONES

1. Las estaciones estudiadas presentan, en general, características oligomesotróficas, siendo el Giro la más oligotrófica. Los mayores valores de fluorescencia se encuentran en el Jet y los menores en Giro. En la Costa, el perfil de temperatura muestra que el afloramiento no estaba activo.
2. En la estación del Jet, las diatomeas son la clase predominante, atendiendo a biomasa o biovolumen, mientras que en el Giro y la Costa los son las bacterias heterótrofas.
3. Los espectros de tamaño de todas las estaciones presentan valores cercanos a -1, lo que indica homogeneidad en las estructuras de la comunidad y un estado cercano al equilibrio en los flujos de energía. El Giro presenta una pendiente ligeramente mayor debido a una mayor predominancia de las clases de tamaño más pequeñas.
4. La mayor tasa de producción neta de autótrofos tiene lugar en el Jet y la mínima en el Giro. Por el contrario, la mínima tasa de respiración se da en el Jet y la máxima en el Giro. La estación del Jet presenta un balance autótrofo; las estaciones del Giro y la Costa, heterótrofo.
5. En todas las estaciones, ante un aumento de 6°C de temperatura, se produce un aumento en las tasas metabólicas y una disminución del indicador PB/R. Sin embargo, estos resultados no tienen en cuenta los cambios en la estructura de las comunidades como consecuencia del cambio climático, ni el nuevo escenario de estratificación y suministro de nutrientes o de acidificación y balances de CO₂ por lo que esta conclusión sólo muestra una previsión parcial de un fenómeno esencialmente complejo.

BIBLIOGRAFÍA

- Adloff, F., Somot, S., Sevault, F., Jordà, G., Aznar, R., Déqué, M., ... Gomis, D. (2015). Mediterranean Sea response to climate change in an ensemble of twenty first century scenarios. *Climate Dynamics*, 45(9–10), 2775–2802. <https://doi.org/10.1007/s00382-015-2507-3>
- Ahrens, M. A., & Peters, R. H. (1991). Patterns and Limitations in Limnoplankton Size Spectra. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 48(10), 1967–1978. <https://doi.org/10.1139/f91-234>
- Alcaraz, M., Saiz, E., Calbet, A., & Trepát, I. (2003). Estimating zooplankton biomass through image analysis. *Marine Biology*, 143(2), 307–315. Retrieved from <https://link.springer.com/article/10.1007/s00227-003-1094-8>
- Álvarez, E., López-Urrutia, Á., Nogueira, E., & Fraga, S. (2011). How to effectively sample the plankton size spectrum? A case study using FlowCAM. *Journal of Plankton Research*, 33(7), 1119–1133. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbr012>
- Álvarez, E., Moyano, M., López-Urrutia, Á., Nogueira, E., & Scharek, R. (2013). Routine determination of plankton community composition and size structure: A comparison between FlowCAM and light microscopy. *Journal of Plankton Research*, 0(0), 1–15. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbt069>
- Álvarez Suarez, E. (2014). Estructura y fisiología de la comunidad planctónica a partir de métodos de digitalización y análisis de imagen. Retrieved from <https://dialnet.unirioja.es/servlet/tesis?codigo=89044>
- Arin, L., Morán, X. A. G., & Estrada, M. (2002). Phytoplankton size distribution and growth rates in the Alboran Sea (SW Mediterranean): short term variability related to mesoscale hydrodynamics. *Journal of Plankton Research*, 24(10), 1019–1033. <https://doi.org/10.1093/plankt/24.10.1019>
- Azam, F., Fenchel, T., Field, J. G., Gray, J. S., Meyer-Reil, L. A., & Thingstad, F. (1983). The Ecological Role of Water-Column Microbes in the Sea Placing. *Marine Ecology*, 10, 257–263. <https://doi.org/10.3354/meps010257>
- Bernhardt, J. R., Sunday, J. M., & O’connor, M. I. (2017). An empirical test of the temperature dependence of carrying capacity. *BioRxiv*, 210690.

<https://doi.org/10.1101/210690>

- Blanco, J. ., Echevarría, F., & García, C. M. (1994). Dealing with size-spectra: Some conceptual and mathematical problems. *Scientia Marina*, 58(1–2), 17–29.
- Blanco, J. M., Quiñones, R. A., Guerrero, F., & Rodriguez, J. (1998). The use of biomass spectra and allometric relations to estimate respiration of planktonic communities. *Journal of Plankton Research*, 20(5), 887–900. Retrieved from <http://citeseerx.ist.psu.edu/viewdoc/download?doi=10.1.1.828.5574&rep=rep1&type=pdf>
- Bogdan, K. G., & Gilbert, J. J. (1984). Body size and food size in freshwater zooplankton. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 81(20), 6427–6431. <https://doi.org/10.1073/PNAS.81.20.6427>
- Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M., & West, G. B. (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85(7), 1771–1789. <https://doi.org/10.1890/03-9000>
- Bruno, M., Chioua, J., Romero, J., Vázquez, A., Macías, D., Dastis, C., ... García, C. M. (2013). The importance of sub-mesoscale processes for the exchange of properties through the Strait of Gibraltar. *Progress in Oceanography*, 116, 66–79. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2013.06.006>
- Cano, N. (1977). Resultados de la Campaña “Alborán 73.” *Boletín Del Instituto Español de Oceanografía*, 1, 103–175. Retrieved from https://scholar.google.com/scholar_lookup?title=Resultados+de+la+campaña+Alborán+73&author=Cano+N&publication_year=1977&journal=Boletín+del+Instituto+Español+de+Oceanografía&volume=1&pages=103-176
- Cano, N., & García-Lafuente, J. (1991). Corrientes en el litoral malagueño. Baja frecuencia. *Boletín Del Instituto Español de Oceanografía*, 7(2), 59–77.
- Clarke, A. (2006). Temperature and the metabolic theory of ecology. *Functional Ecology*, 20(2), 405–412. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01109.x>
- Criado-Aldeanueva, F., García-Lafuente, J., Vargas, J. M., Del Río, J., Vázquez, A., Reul, A., & Sánchez, A. (2006). Distribution and circulation of water masses in the Gulf of Cadiz from in situ observations. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*,

- 53(11–13), 1144–1160. <https://doi.org/10.1016/J.DSR2.2006.04.012>
- Duarte, C. M., & Agustí, S. (1998). The CO₂ balance of unproductive aquatic ecosystems. *Science (New York, N.Y.)*, 281(5374), 234–236. <https://doi.org/10.1126/SCIENCE.281.5374.234>
- Echevarria, F., Zabala, L., Corzo, A., Navarro, G., Prieto, L., & Macias, D. (2009). Spatial distribution of autotrophic picoplankton in relation to physical forcings: the Gulf of Cadiz, Strait of Gibraltar and Alboran Sea case study. *Journal of Plankton Research*, 31(11), 1339–1351. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbp070>
- Echevarría, F., García Lafuente, J., Bruno, M., Gorsky, G., Goutx, M., González, N., ... Jiménez-Gómez, F. (2002). Physical–biological coupling in the Strait of Gibraltar. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 49(19), 4115–4130. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(02\)00145-5](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(02)00145-5)
- Edwards, A. M., Robinson, J. P. W., Plank, M. J., Baum, J. K., & Blanchard, J. L. (2017). Testing and recommending methods for fitting size spectra to data. *Methods in Ecology and Evolution*, 8(1), 57–67. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12641>
- Field, C. B., Behrenfeld, M. J., Randerson, J. T., & Falkowski, P. (1998). Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. *Science (New York, N.Y.)*, 281(5374), 237–240. <https://doi.org/10.1126/SCIENCE.281.5374.237>
- Gaedke, U. (1992). The size distribution of plankton biomass in a large lake and its seasonal variability. *Limnology and Oceanography*, 37(6), 1202–1220. <https://doi.org/10.4319/lo.1992.37.6.1202>
- García-Lafuente, J. ., García, J. A., & Merino, I. . (1994). Un modelo lineal simple de la marea barotrópica en el estrecho de Gibraltar. *Boletín Del Instituto Español de Oceanografía*, 10(1), 51–61.
- García-Lafuente, J. M., & Cano Lucayat, N. (1994). Tidal dynamics and associated features of the northwestern shelf of the Alboran Sea. *Continental Shelf Research*, 14(1), 1–21. Retrieved from <http://atarazanas.sci.uma.es/docs/articulos/16734129.pdf>
- García-Lafuente, J., Vargas, J. M., Plaza, F., Sarhan, T., Candela, J., & Bascheck, B. (2000). Tide at the eastern section of the Strait of Gibraltar. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 105(C6), 14197–14213. <https://doi.org/10.1029/2000JC900007>

- García-Muñoz, C., García, C. M., Lubián, L. M., López-Urrutia, Á., Hernández-León, S., & Ameneiro, J. (2014). Metabolic state along a summer north-south transect near the Antarctic Peninsula: A size spectra approach. *Journal of Plankton Research*, 36(4), 1074–1091. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbu042>
- García-Muñoz, C., López-Urrutia, Á., Lubián, L. M., García, C. M., & Hernández-León, S. (2013). A comparison of primary production models in an area of high mesoscale variability (South Shetland Islands, Antarctica). *Journal of Sea Research*, 83, 30–39. <https://doi.org/10.1016/J.SEARES.2013.03.015>
- García, C. M., Echevarría, F., & Niell, F. X. (1995). Size Structure of Plankton in a Temporary, Saline Inland Lake. *Journal of Plankton Research*, 17(9), 1803–1817. <https://doi.org/10.1093/plankt/17.9.1803>
- García, C. M., Jiménez-Gómez, F., Rodríguez, J., Bautista, B., Estrada, M., García-Braun, J., ... Varela, M. (1994). The size structure and functional composition of ultraplankton and nanoplankton at a frontal station in the Alboran sea. *Scientia Marina*, 58(1–2), 43–52. Retrieved from <http://www.icm.csic.es/scimar/index.php/secId/6/IdArt/2672/>
- Gascard, J. C., & Richez, C. (1985). Water masses and circulation in the Western Alboran sea and in the Straits of Gibraltar. *Progress in Oceanography*, 15(3), 157–216. [https://doi.org/10.1016/0079-6611\(85\)90031-X](https://doi.org/10.1016/0079-6611(85)90031-X)
- Gil, J. (1985). Consideraciones acerca de un fenómeno de afloramiento de la zona noroccidental del mar de Alborán. *Informes Técnicos Del Instituto Español de Oceanografía*, 35, 1–11.
- Gillooly, J., Brown, J., West, G., Savage, V., & Charnov, E. (2001). Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science*, 293(5538), 2248–2251. Retrieved from http://digitalrepository.unm.edu/biol_fsp
- Gómez-Jakobsen, F. J. (2016). Evaluación del estado de eutrofización del mar Alborán mediante el empleo combinado de imágenes de satélite y de muestreos in situ. Retrieved from <https://riuma.uma.es/xmlui/handle/10630/11689>
- Gómez, F., González, N., Echevarría, F., & García, C. M. (2000). Distribution and fluxes of dissolved nutrients in the Strait of Gibraltar and its relationships to microphytoplankton biomass. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 51(4), 439–449.

<https://doi.org/10.1006/ECSS.2000.0689>

- González-García, C., Lubián, L. M., García-Muñoz, C., & Forja, J. (2015). Contribución del pico y nanofitoplancton a la producción fitoplanctónica total en el Golfo de Cádiz. *Boletín Informativo de La Sociedad Española de Ficología*, 50(4).
- Hafferssas, A., & Seridji, R. (2010). Relationships between the hydrodynamics and changes in copepod structure on the Algerian Coast. *Zoological Studies*, 49(3), 353–366. Retrieved from <http://zoolstud.sinica.edu.tw/Journals/49.3/353.pdf>
- Hallegraeff, G. M. (2010). Ocean climate change, phytoplankton community responses, and harmful algal blooms: A formidable predictive challenge. *Journal of Phycology*, 46(2), 220–235. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2010.00815.x>
- Huete Ortega, M. (2011, March 16). *Relación entre el tamaño celular, la abundancia y el metabolismo en el fitoplancton marino*. Ecoloxía e bioloxía animal. Retrieved from <http://www.investigacion.biblioteca.uvigo.es/xmlui/handle/11093/469>
- IPCC. (2007). *Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
- IPCC. (2013). *Climate change 2013: the physical science basis. Working group I contribution to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*.
- Irwin, A. J., Finkel, Z. V, Müller-Karger, F. E., Ghinaglia, L. T., & Karl, D. M. (2015). Phytoplankton adapt to changing ocean environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. <https://doi.org/10.1073/pnas.1414752112>
- Legendre, L., & Le Fèvre, J. (1991). From Individual Plankton Cells To Pelagic Marine Ecosystems And To Global Biogeochemical Cycles. *Particle Analysis in Oceanography*, 27, 261–300. https://doi.org/10.1007/978-3-642-75121-9_11
- Lopez-Urrutia, A., San Martin, E., Harris, R. P., & Irigoien, X. (2006). Scaling the metabolic balance of the oceans. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(23), 8739–8744. <https://doi.org/10.1073/pnas.0601137103>
- Lund, J. W. G., Kipling, C., & Le Cren, E. D. (1958). The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by counting.

- Hydrobiologia*, 11(2), 143–170. <https://doi.org/10.1007/BF00007865>
- Malone, T. C. (1980). Algal size. *The Physiological Ecology of Phytoplankton*.
- Marañón, E. (2009). Phytoplankton size structure. *Encyclopedia of Ocean Sciences*. Retrieved from http://em.webs.uvigo.es/maranon_encyclopedia_2008.pdf
- Marinov, I., Doney, S. C., & Lima, I. D. (2010). Response of ocean phytoplankton community structure to climate change over the 21st century: partitioning the effects of nutrients, temperature and light. *Biogeosciences*, 7, 3941–3959. <https://doi.org/10.5194/bg-7-3941-2010>
- McLeod, E., Chmura, G. L., Bouillon, S., Salm, R., Björk, M., Duarte, C. M., ... Silliman, B. R. (2011). A blueprint for blue carbon: toward an improved understanding of the role of vegetated coastal habitats in sequestering CO₂. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(10), 552–560. <https://doi.org/10.1890/110004>
- Menden-Deuer, S., & Lessard, E. J. (2000). *Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton*. *Limnol. Oceanogr* (Vol. 45). Retrieved from <http://mendendeuerlab.com/wp-content/uploads/2015/03/MendenDeuerLessard2000.pdf>
- Motoda, S. (1953). New plankton samplers. *Bulletin of the Faculty of Fisheries*, 3(3), 181–186.
- Nagata, T., & Watanabe, Y. (1990). Carbon- and nitrogen-to-volume ratios of bacterioplankton grown under different nutritional conditions. *Applied and Environmental Microbiology*, 56(5), 1303–1309. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16348184>
- Oguz, T., Macias, D., Garcia-Lafuente, J., Pascual, A., & Tintore, J. (2014). Fueling Plankton Production by a Meandering Frontal Jet: A Case Study for the Alboran Sea (Western Mediterranean). *PLoS ONE*, 9(11), 111482. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0111482>
- Oguz, T., Mourre, B., & In Tintor, J. (2016). Upstream control of the frontal jet regulating plankton production in the Alboran Sea (Western Mediterranean). *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 121, 7159–7175. <https://doi.org/10.1002/2016JC011667>
- Oguz, T., Mourre, B., & Tintoré, J. (2017). Modulation of frontogenetic plankton production

- along a meandering jet by zonal wind forcing: An application to the Alboran Sea. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 122(8), 6594–6610.
<https://doi.org/10.1002/2017JC012866>
- Pardo, J. B. (2014). *The theoretical scope of Metabolic Ecology*. Retrieved from http://digibuo.uniovi.es/dspace/bitstream/10651/26426/2/TD_juanbuenopardo.pdf
- Peters, R. H. (1983). *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press.
- Platt, T., & Denman, K. (1978). The structure of pelagic marine ecosystems. *Rapports et Proces Verbaux Des Reunions*, 173, 60–65. Retrieved from <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=DK19790419065>
- Powley, H. R., Krom, M. D., & Van Cappellen, P. (2016). Circulation and oxygen cycling in the Mediterranean Sea: Sensitivity to future climate change. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 121(11), 8230–8247. <https://doi.org/10.1002/2016JC012224>
- Prieto, L., García, C. M., Corzo, A., & Ruiz, J. (1999). Effect of the permeabilization of the saltmarshes of Doñana National Park on the biogeochemical structure of its aquatic ecosystems View project. *Boletín Del Instituto Español de Oceanografía*, 15(1–4), 401–411. Retrieved from <https://www.researchgate.net/publication/263547280>
- Quiñones, R. (1992). Size-distribution of planktonic biomass and metabolic activity in the pelagic system. Retrieved from https://scholar.google.es/scholar?hl=es&as_sdt=0%2C5&q=quiñones+1992+size+distribution+of+planktonic+biomass&btnG=
- Quiñones, R. (1994). A comment on the use of allometry in the study of pelagic ecosystem processes. *Scientia Marina(Barcelona)*, 58(1–2), 11–16.
- Quiñones, R. A., Platt, T., & Rodríguez, J. (2003). Patterns of biomass-size spectra from oligotrophic waters of the Northwest Atlantic. *Progress in Oceanography*, 57(3–4), 405–427. [https://doi.org/10.1016/S0079-6611\(03\)00108-3](https://doi.org/10.1016/S0079-6611(03)00108-3)
- Raimbault, P. (1988). Size fractionation of phytoplankton in the Ligurian Sea and the Algerian Basin (Mediterranean Sea): Size distribution versus total concentration. *Mar. Microb. Food Webs*, 3, 1–7.
- Reul, A., Rodríguez, J., Blanco, J. M., Rees, A., & Burkill, P. H. (2006). Control of microplankton size structure in contrasting water columns of the Celtic Sea. *Journal of*

- Plankton Research*, 28(5), 449–457. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbi120>
- Reul, A., Rodríguez, V., Jiménez-Gómez, F., Blanco, J. M., Bautista, B., Sarhan, T., ...
García-Lafuente, J. (2005). Variability in the spatio-temporal distribution and size-
structure of phytoplankton across an upwelling area in the NW-Alboran Sea, (W-
Mediterranean). *Continental Shelf Research*, 25, 589–608.
<https://doi.org/10.1016/j.csr.2004.09.016>
- Reuman, D. C., Gislason, H., Barnes, C., Mélin, F., & Jennings, S. (2014). The marine
diversity spectrum. *Journal of Animal Ecology*, 83(4), 963–979.
<https://doi.org/10.1111/1365-2656.12194>
- Rice, J., & Gislason, H. (1996). Patterns of change in the size spectra of numbers and
diversity of the North Sea fish assemblage, as reflected in surveys and models. *ICES
Journal of Marine Science*, 53(6), 1214–1225. <https://doi.org/10.1006/jmsc.1996.0146>
- Rodríguez, J. (1982). Estudio de una comunidad planctónica nerítica en el Mar de Alborán. I.
Ciclo de los factores ambientales y fitoplancton. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 7, 99–113.
- Rodríguez, J., Echevarria, F., & Jimenez-Gomez, F. (1990, January 1). *Physiological and
ecological scalings of body size in an oligotrophic, high mountain lake (La Caldera,
Sierra Nevada, Spain)*. *Journal of Plankton Research*. Oxford University Press.
<https://doi.org/10.1093/plankt/12.3.593>
- Rodríguez, J., & Mullin, M. (1986). Relation between biomass and body weight of plankton
in a steady state oceanic ecosystem1. *Limnology and Oceanography*, 31(2), 361–370.
<https://doi.org/10.4319/lo.1986.31.2.0361>
- Rodríguez, J., Blanco, J. M., Jiménez-Gómez, F., Echevarría, F., Gil, J., Rodríguez, V., ...
Guerrero, F. (1998). Patterns in the size structure of the phytoplankton community in the
deep fluorescence maximum of the Alboran Sea (southwestern mediterranean). *Deep
Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 45(10), 1577–1593.
[https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(98\)00030-2](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(98)00030-2)
- Rubín, J. P., Mafalda Jr, P., & Sampaio de Souza, C. (2006). Efectos de los cambios
interanuales en las masas de agua sobre la comunidad de larvas de peces en el estrecho
de Gibraltar y la zona noroeste del mar de Alborán (frontera atlántico-mediterránea).
Boletín Del Instituto Español de Oceanografía, 22(1–4), 13–22.

- Sarhan, T., Lafuente, J. G., Vargas, M., Vargas, J. M., & Plaza, F. (2000). *Upwelling mechanisms in the northwestern Alboran Sea. Journal of Marine Systems* (Vol. 23). Retrieved from www.elsevier.nl/locate/jmarsys
- Shaltout, M., & Omstedt, A. (2014). Recent sea surface temperature trends and future scenarios for the Mediterranean Sea. *Oceanologia*, 56(3), 411–443. <https://doi.org/10.5697/OC.56-3.411>
- Sheldon, R. W., Prakash, A., & Sutcliffe, W. H. (1972). The size distribution of particles in the ocean. *Limnology and Oceanography*, 17(3), 327–340. <https://doi.org/10.4319/lo.1972.17.3.0327>
- Siegenthaler, U., & Sarmiento, J. L. (1993). Atmospheric carbon dioxide and the ocean. *Nature*, 365, 119. Retrieved from <http://dx.doi.org/10.1038/365119a0>
- Sieracki, C. K., Sieracki, M. E., & Yentsch, C. S. (1998). An imaging-in-flow system for automated analysis of marine microplankton. *Marine Ecology Progress Series*, 168, 285–296. Retrieved from <http://cmore.soest.hawaii.edu/summercourse/2008/documents/Sieracki.1998.pdf>
- Smith, S. V., & Hollibaugh, J. T. (1993). Coastal metabolism and the oceanic organic carbon balance. *Reviews of Geophysics*, 31(1), 75–89. <https://doi.org/10.1029/92RG02584>
- Sotillo, M. G., Amo-Baladrón, A., Padorno, E., Garcia-Ladona, E., Orfila, A., Rodríguez-Rubio, P., ... Fanjul, E. A. (2016). How is the surface Atlantic water inflow through the Gibraltar Strait forecasted? A lagrangian validation of operational oceanographic services in the Alboran Sea and the Western Mediterranean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 133, 100–117. <https://doi.org/10.1016/J.DSR2.2016.05.020>
- Soto-Navarro, J., Criado-Aldeanueva, F., García-Lafuente, J., & Sánchez-Román, A. (2010). Estimation of the Atlantic inflow through the Strait of Gibraltar from climatological and in situ data. *Journal of Geophysical Research*, 115(C10), C10023. <https://doi.org/10.1029/2010JC006302>
- Sprules, W. G., & Munawar, M. (1986). Plankton size spectra in relation to ecosystem productivity, size, and perturbation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 43(9), 1789–1794. <https://doi.org/10.1139/f86-222>

- Stemberger, R. S., & Gilbert, J. J. (1985). Body Size, Food Concentration, and Population Growth in Planktonic Rotifers. *Ecology*, 66(4), 1151–1159.
<https://doi.org/10.2307/1939167>
- Sterling, M. C., Bonner, J. S., Ernest, A. N. S., Page, C. A., & Autenrieth, R. L. (2004). Characterizing aquatic sediment–oil aggregates using in situ instruments. *Marine Pollution Bulletin*, 48(5–6), 533–542.
<https://doi.org/10.1016/J.MARPOLBUL.2003.10.005>
- Strickland, J. D. H., & Parsons, T. R. (1972). *A practical handbook of seawater analysis*. Fisheries Research Board of Canada.
- Tauxe, L., Steindorf, J. L., & Harris, A. (2006). Depositional remanent magnetization: Toward an improved theoretical and experimental foundation. *Earth and Planetary Science Letters*, 244(3–4), 515–529. <https://doi.org/10.1016/J.EPSL.2006.02.003>
- Tintoré, J., Gomis, D., Alonso, S., Parrilla, G., Tintoré, J., Gomis, D., ... Parrilla, G. (1991). Mesoscale Dynamics and Vertical Motion in the Alborán Sea. *Journal of Physical Oceanography*, 21(6), 811–823. [https://doi.org/10.1175/1520-0485\(1991\)021<0811:MDAVMI>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0485(1991)021<0811:MDAVMI>2.0.CO;2)
- Tomas, C. R. (1996). *Identifying marine diatoms and dinoflagellates*. Academic Press, Inc.
- Tomas, C. R. (1997). *Identifying marine phytoplankton*. Elsevier. Retrieved from https://books.google.es/books?hl=es&lr=&id=8WLABHmo-K8C&oi=fnd&pg=PP1&dq=carmelo+identifing+phytoplankton&ots=MGJaQHEvKM&sig=abT56H_Kh1hRLBwFj7JsIoAsk0M#v=onepage&q=carmelo+identifing+phytoplankton&f=false
- Vázquez-Domínguez, E., Vaqué, D., & Gasol, J. M. (2007). Ocean warming enhances respiration and carbon demand of coastal microbial plankton. *Global Change Biology*, 13, 1327–1334. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01377.x>
- Vázquez-Domínguez, E., Vaqué, D., & Gasol, J. M. (2012). Temperature effects on the heterotrophic bacteria, heterotrophic nanoflagellates, and microbial top predators of the NW Mediterranean. *Aquatic Microbial Ecology*, 67(2), 107–121.
<https://doi.org/10.3354/ame01583>
- White, E. P., Ernest, S. K. M., Kerkhoff, A. J., & Enquist, B. J. (2007). Relationships

between body size and abundance in ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(6), 323–330. <https://doi.org/10.1016/J.TREE.2007.03.007>

Yamasaki, A. (2003). An overview of CO₂ mitigation options for global warming-emphasizing CO₂ sequestration options. *Journal of Chemical Engineering of Japan*, 36(4), 361–375. <https://doi.org/10.1252/jcej.36.361>

ANEXO

Tabla 1. Clases de la fracción viva (9-20 µm) analizada en FlowCAM, su forma establecida y la ecuación utilizada para el cálculo del biovolumen correspondiente. c es el diámetro.

<i>Clase</i>	<i>Forma</i>	<i>Ecuación</i>
Agregados		
Basura		
Burbujas		
Cortadas		
Elongados	Elongada, cilíndrica	$\frac{1}{4} \cdot \pi \cdot c^2$
Esféricos	Esférica	$\frac{1}{6} \cdot \pi \cdot c^2$
Fibras		
Otros		
Pennados	Elipsoide regular	$\frac{1}{6} \cdot \pi \cdot c^2$
Redondeados	Elipsoide regular	$\frac{1}{6} \cdot \pi \cdot c^2$
Pellets		
Sombras		

Tabla II. Clases de la fracción viva y fijada (20-100 y 100-250 μm , respectivamente) analizada en FlowCAM, su forma establecida y la ecuación utilizada para el cálculo del biovolumen correspondiente. c es el diámetro.

Clase	Forma	Ecuación	Clase	Forma	Ecuación
Coccolitofóridos	Elipsoide regular	$\frac{1}{6} \cdot \pi \cdot c^2$	<i>Leptocylindrus spp.</i>	Elongada, cilíndrica	$\frac{1}{4} \cdot \pi \cdot c^2$
Radiolarios	Elipsoide regular	$\frac{1}{6} \cdot \pi \cdot c^2$	<i>Skeletonema spp.</i>	Elongada, cilíndrica	$\frac{1}{4} \cdot \pi \cdot c^2$
Silicoflagelados	Elipsoide regular	$\frac{1}{6} \cdot \pi \cdot c^2$	<i>Thalassiosira spp.</i>	Elongada, cilíndrica	$\frac{1}{4} \cdot \pi \cdot c^2$
<i>Protoperidinium spp.</i>	Elipsoide regular	$\frac{1}{6} \cdot \pi \cdot c^2$	Diatomeas conectadas ligeramente	Elongada, cilíndrica	$\frac{1}{4} \cdot \pi \cdot c^2$
<i>Ceratium spp.</i>	Elipsoide regular	$\frac{1}{6} \cdot \pi \cdot c^2$	<i>Rhizosolenia spp.</i> y <i>Proboscía spp.</i>	Elongada, cilíndrica	$\frac{1}{4} \cdot \pi \cdot c^2$
<i>Prorocentrum spp.</i>	Elipsoide regular	$\frac{1}{6} \cdot \pi \cdot c^2$	Diatomeas unicelulares alargadas	Elongada, cilíndrica	$\frac{1}{4} \cdot \pi \cdot c^2$
Gymnodiales	Elipsoide regular	$\frac{1}{6} \cdot \pi \cdot c^2$	Diatomeas inidentificadas	Elongada, cilíndrica	$\frac{1}{4} \cdot \pi \cdot c^2$
Dinoflagelados inidentificados	Elipsoide regular	$\frac{1}{6} \cdot \pi \cdot c^2$	Diatomeas unicelulares con forma de disco	Disco	$\frac{\pi}{2} \cdot c^2$
Tintínidos con lorica extendida	Elipsoide regular	$\frac{1}{6} \cdot \pi \cdot c^2$	Agregados		
Tintínidos con lorica globular	Elipsoide regular	$\frac{1}{6} \cdot \pi \cdot c^2$	<i>Fecal pellets</i>		
<i>Chaetoceros spp.</i>	Elipsoide regular	$\frac{1}{6} \cdot \pi \cdot c^2$	Basura		
Diatomeas pennadas	Elipsoide regular	$\frac{1}{6} \cdot \pi \cdot c^2$	Fibras		
Pequeñas cadenas de diatomeas	Elipsoide regular	$\frac{1}{6} \cdot \pi \cdot c^2$	Burbujas		
Crustáceos	Elipsoide regular	$\frac{1}{6} \cdot \pi \cdot c^2$	Sombras		
<i>Asterionellopsis spp.</i>	Elongada, cilíndrica	$\frac{1}{4} \cdot \pi \cdot c^2$	Cortadas		
<i>Dactyliosolen blavyanus</i> y <i>Guinardia flaccida</i>	Elongada, cilíndrica	$\frac{1}{4} \cdot \pi \cdot c^2$	NO IDEA		
<i>Guinardia striata</i>	Elongada, cilíndrica	$\frac{1}{4} \cdot \pi \cdot c^2$			

Tabla III. Prueba t-Student suponiendo varianzas iguales entre biovolúmenes calculados y provistos por FlowCAM (ABD) para las tres estaciones.

	Jet		Giro		Costa	
	Calculado	ABD	Calculado	ABD	Calculado	ABD
Media	152910.94	52940.99	133097.14	81898.432	477053.19	286669.38
Varianza	7.94E+11	3.46E+10	1.75E+11	4.67E+10	2.75E+12	1.45E+12
Observaciones	493.00	493.00	431.00	431.00	626.00	626.00
Coefficiente de correlación de Pearson	4.14E+11		1.11E+11		2.10E+12	
Diferencia hipotética de las medias	0.00		0.00		0.00	
Grados de libertad	984.00		860.00		1250.00	
Estadístico t	2.44		2.26		2.32	
P(T<=t) una cola	0.007		0.01		1.01E-02	
Valor crítico de t (una cola)	1.65		1.65		1.65	
P(T<=t) dos colas	0.01		0.02		2.03E-02	
Valor crítico de t (dos colas)	1.96		1.96		1.96	

Tabla IV. Número de individuos por clase de tamaño y fracción en cada estación.

log Biovol.	Jet				Costa				Citometría
	Citometría	FlowCAM (vivo)	FlowCAM (fijada)	Bongo	Citometría	FlowCAM (vivo)	FlowCAM (fijada)	Bongo	
0.00	$4.15 \cdot 10^8$				$2.22 \cdot 10^8$				983194
0.30	$8.30 \cdot 10^8$				$4.43 \cdot 10^8$				
0.60		1							
0.90		2							186.99
1.20		1			265185	1			
1.51		6				3			
1.81	$1.08 \cdot 10^6$	6				1			
2.11		16				11			
2.41		46				64			
2.71	128484	57			46314	55			16.93
3.01		52				37	2		
3.31		44				24	3		
3.61		37				36	5		
3.91		47				21	13		
4.21		38	1			11	16		
4.52		31	3			9	34		
4.82		26	17			3	54		
5.12		15	10			4	51		
5.42		10	2			2	60		
5.72		7	7			0	51		
6.02		1	0	4		0	25	2	
6.32		5	2	32		2	13	27	
6.62		1	1	193			10	152	
6.92			1	508			3	317	
7.22				530			2	400	
7.53				304				299	
7.83				183				165	
8.13				94				130	
8.43				59				68	
8.73				52				21	
9.03								11	
9.33								2	
9.63								2	
9.93									
10.24									

Tabla IV. Límites de representatividad de cada método utilizado en el muestreo del plancton.

Método	Longitud mínima de la partícula (μm)	Ancho correspondiente (μm)	Biovolumen límite inferior representativo (μm^3)	Log biovolumen inferior	Biovolumen límite superior representativo (μm^3)	Log biovolumen superior
FlowCAM vivo (9- 100 μm)	9	2.20	22.71	1.36	31148.05	4.49
FlowCAM fijada (100-250 μm)	100	24.39	31148.05	4.49	48668.33	5.69
Bongo	200	48.78	249184.43	5.40		